

STRUKTURIERUNG  
PAZIFISCHER POPULATIONEN  
IM KONTEXT DER  
DYNAMIK DER AUSTRONESISCHEN EXPANSION

Dissertation  
zur Erlangung des Doktorgrades  
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

vorgelegt von

DANIEL SCHÜTZ  
Kiel, 2021

Erste Gutachterin: Prof. Dr. Manuela Dittmar  
Zweiter Gutachter: Prof. Dr. Hinrich Schulenburg  
Tag der mündlichen Prüfung: 03. Juni 2021

## ABSTRACT

---

Human colonization of the Pacific islands occurred in at least two waves which the Austronesians and Papuans originated from. While the inhabitants of the most recently colonized Pacific regions (Melanesian islands, Micronesia, Polynesia) show a predominantly Austronesian maternal descent, the paternal lineage rather indicates a Papuan origin of these inhabitants. Therefore, the pivotal question of this study was which processes could have led to this unequal accumulation of Austronesian and Papuan markers in the human subgenomes. To answer this question, classical genetic markers ( $N_{\text{Pop.}} = 358$ ,  $N_{\text{Ind.}} \approx 42000$ ) as well as HLA class I and class II genes ( $N_{\text{Pop.}} \in [9;95]$ ,  $N_{\text{Ind.}} \in [436;15336]$ ) (autosomal markers), mitochondrial ( $N_{\text{Pop.}} = 191$ ,  $N_{\text{Ind.}} = 9052$ ) and Y-chromosomal haplogroups ( $N_{\text{Pop.}} = 203$ ,  $N_{\text{Ind.}} = 8822$ ) as well as craniometric dimensions for 1074 individuals were used from the area under investigation within the Pacific. First, it was tested whether the divergent signatures of these subgenomes could be attributed to selective pressure or a few large-scale admixtures between both ethnic groups. In addition, the temporal change in the distribution of markers of Austronesian origin was emulated in an equation-based model, incorporating the effects of *sex-biased admixture* and different Austronesian/Papuan migration rates and fecundities. While selection as well as singular admixture events are not able to explain the observed divergences, a mating preference between Austronesian women with Papuan men turned out to be a plausible explanation for the observed pattern. The result of the equation-based model also indicated a dominance of the Austronesian immigrants over the indigenous Papuan inhabitants. This dominance resulted the Papuans being pushed back into the region around New Guinea.

In addition to the contradictory distribution of Austronesian and Papuan markers in the subgenomes themselves, their geographical diversity distribution also shows different patterns: While the diversity of autosomal and Y-chromosomal markers tends to increase from west to east, the diversity of the mtDNA shows an opposite trend. Modelling the historical diversity evolution showed that these different patterns can be well explained by migration and mutation rates differing between subgenomes (and thus for both biological sexes). By estimating asymmetric migration rates for 27 representative Pacific populations, it was also possible to demonstrate a correlation between paternal-maternal emigration rate differences and the residence behavior of these populations: While on average more men than women emigrate from matrilineal societies, a reverse trend is shown for patrilineal ethnic groups. This observation could also explain why the

mtDNA diversity in the area under investigation decreases from west to east. The analysis of the diversity of ancestral informative markers additionally provided evidence for Austronesian colonists of *Remote Oceania* originating from the region around Sumatra.

## ZUSAMMENFASSUNG

---

Die Besiedlung der pazifischen Inseln durch den Menschen erfolgte in mindestens zwei Wellen, aus denen die Austronesier und die Papuaner hervorgegangen sind. Während die Bewohner der zuletzt besiedelten Regionen Ozeaniens (melanesische Inseln, Mikronesien, Polynesien) maternal eine überwiegend austronesische Abstammung aufweisen, indiziert die paternale Linie eher eine papuanische Herkunft dieser Einwohner. Im Zentrum dieser Arbeit stand daher die Frage danach, welche Prozesse zu dieser Ungleich-Verteilung austronesischer bzw. papuanischer Marker in den Teilgenomen geführt haben könnten. Um diese Frage zu beantworten, wurden klassische genetische Marker ( $N_{Pop.} = 358$ ,  $N_{Ind.} \approx 42000$ ) sowie HLA-Klasse I- und -Klasse II-Gene ( $N_{Pop.} \in [9; 95]$ ,  $N_{Ind.} \in [436; 15336]$ ) als autosomale Marker, mitochondriale ( $N_{Pop.} = 191$ ,  $N_{Ind.} = 9052$ ) sowie Y-chromosomale Haplogruppen ( $N_{Pop.} = 203$ ,  $N_{Ind.} = 8822$ ) und kranio-metrische Dimensionen für 1074 Individuen aus dem pazifischen Untersuchungsgebiet verwendet. Zunächst wurde getestet, ob die divergenten Signaturen dieser Teilgenome auf selektive Wirkung oder wenige großflächig wirkende Genflüsse zurückgeführt werden können. Zusätzlich wurde im Rahmen eines gleichungsbasierten Modells die zeitliche Entwicklung der Verteilung austronesisch-stämmiger Marker emuliert, wobei gleichzeitig der Einfluß von *Sex-biased Admixture* und verschiedenen austronesischen/papuanischen Migrationsraten und Fekunditäten getestet wurde. Während Selektion und singuläre *Admixture*-Ereignisse die beobachtbaren Divergenzen eher nicht zu erklären im Stande sind, stellte sich eine Fortpflanzungs-Präferenz austronesischer Frauen mit papuanischen Männern als plausibler Erklärungs-Ansatz dar. Das Ergebnis des gleichungsbasierten Modells legte zudem eine Dominanz der austronesischen Einwanderer gegenüber den indigenen papuanischen Einwohnern offen, in deren Folge Letztere in die Region um die neuguineanische Insel zurückgedrängt wurden.

Neben der widersprüchlichen Verteilung austronesischer und papuanischer Marker in den Teilgenomen selbst, stellt sich auch ihre geographische Diversitäts-Verteilung unterschiedlich dar: Während die Diversität der autosomalen und Y-chromosomalen Marker tendenziell von West-nach-Ost zunimmt, zeigt die Diversität der mtDNA einen gegensätzlichen Trend. Eine Modellierung der historischen Diversitäts-Entwicklung zeigte, daß diese unterschiedlichen Muster gut durch sich zwischen den Teilgenomen (und damit den beiden biologischen Geschlechtern) unterscheidende Migrations- und Mutationsraten erklärt werden können. Auf diese Weise konnte durch Schätzung der Migrationsraten für 27 stellvertretende pazifische Populationen zudem

eine Korrelation zwischen der paternal-maternalen Emigrationsraten-Differenz und dem Residenz-Verhalten nachgewiesen werden: Während aus matrilocalen Gesellschaften durchschnittlich mehr Männer als Frauen emigrierten, zeigte sich für patrilokale Ethnien ein umgekehrter Trend. Diese Beobachtung könnte auch erklären, weshalb die mtDNA-Diversität im Untersuchungsgebiet von West-nach-Ost abnimmt. Eine Analyse der Diversität ancestral informativer Marker erbrachte zudem Indizien dafür, daß die austronesischen Besiedler *Remote Oceanias* ursprünglich aus der Region um Sumatra stammen.

# INHALTSVERZEICHNIS

---

## EINLEITUNG

1	STAND DER FORSCHUNG	3
2	PRÄZISIERUNG DER FRAGESTELLUNGEN	21
3	KONZEPTION DER VORLIEGENDEN ARBEIT	23

## I STRUKTUR UND STRATIFIZIERUNG PAZIFISCHER POPULATIONEN

1	EINFÜHRUNG	27
2	MATERIAL UND METHODEN	33
2.1	Material . . . . .	33
2.1.1	Autosomale Daten . . . . .	33
2.1.1.1	Klassische Blutgruppen-Marker . . . . .	33
2.1.1.2	Humane Leukozyten-Antigene (HLA) . . . . .	35
2.1.2	Geschlechts-spezifische Marker . . . . .	36
2.1.3	Kraniometrische Daten . . . . .	37
2.2	Methoden . . . . .	37
2.2.1	Schätzung von Marker-Häufigkeiten . . . . .	37
2.2.2	3D-Scans menschlicher Cranien . . . . .	39
2.2.2.1	Alters- und Geschlechts-Diagnose . . . . .	39
2.2.2.2	Erstellung von Einzel-Aufnahmen . . . . .	40
2.2.2.3	Nachbearbeitung . . . . .	41
	Exkurs: Datenextraktion von 3D-Scans . . . . .	43
2.2.3	Geographische Referenzierung . . . . .	61
2.2.4	Populations-Strukturen und Stratifizierung . . . . .	61
2.2.5	Test auf Gruppen-Homogenität und Gruppen-Unterschiede . . . . .	62
2.2.6	Geographische Migrations-Barrieren . . . . .	64
2.2.7	Geographische vs. biologische Distanz . . . . .	66
2.2.8	Diskriminanz-Analyse von Hauptkomponenten (DAPC) . . . . .	67
2.2.9	Kernel-Methoden . . . . .	68
2.2.10	Anteile asiatischer und papuanischer Haplogruppen innerhalb <i>Remote Oceanias</i> . . . . .	70
3	ERGEBNISSE	73
3.1	Übergeordnete Populations-Stukturen . . . . .	73
3.2	Untergeordnete geographische Muster . . . . .	83
3.3	Sprachliche Stratifizierung . . . . .	87
3.4	Anteile asiatischer und papuanischer Haplogruppen innerhalb <i>Remote Oceanias</i> . . . . .	92
3.5	Generelle Migrations-Dynamik . . . . .	93

4	ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE UND DISKUSSION	97
4.1	Biologische Strukturierung des Süd-Pazifiks . . . . .	97
4.1.1	Übergeordnete Strukturen . . . . .	97
4.1.2	Untergeordnete Strukturen . . . . .	106
4.2	Sprachliche Stratifizierung . . . . .	110
4.3	Generelle Migrations-Dynamik . . . . .	111
4.4	Methoden-Kritik . . . . .	112
4.5	Schlußfolgerungen . . . . .	113
II	ANSÄTZE ZUR ERKLÄRUNG DER WIDERSPRÜCHLICHEN DATENLAGE	
1	EINFÜHRUNG	119
2	MATERIAL UND METHODEN	125
2.1	Material . . . . .	125
2.1.1	Daten für weltweit verteilte Populationen . . . . .	125
2.1.2	Daten zu potentiellen Selektions-Faktoren . . . . .	125
2.1.3	Migrations-Verhalten rezenter Polynesier . . . . .	127
2.2	Methoden . . . . .	127
2.2.1	Untersuchung selektionsbedingter Divergenzen	127
2.2.1.1	<i>Pathogen Richness</i> als Maß der Pathogen-Diversität . . . . .	127
2.2.1.2	Statistische Modellierung des Selektions-Einflusses . . . . .	127
2.2.1.3	Bereinigung der Daten . . . . .	131
2.2.1.4	Aufdeckung der Populations-Struktur	132
2.2.2	Einfluß multipler <i>Admixture</i> -Ereignisse . . . . .	132
2.2.2.1	Theoretischer Hintergrund . . . . .	132
2.2.2.2	Vorgehen . . . . .	135
2.2.3	Wirkung von <i>Sex-biased Admixture</i> . . . . .	137
2.2.3.1	Überblick . . . . .	137
2.2.3.2	Zusammenfassung der Stichproben zu Demen . . . . .	138
2.2.3.3	Schätzung des Anteils asiatischer Marker-Varianten ( <i>Asian Ancestry</i> ) . . . . .	138
2.2.3.4	Migrations-Verhalten indigener, rezenter Polynesier . . . . .	140
2.2.3.5	Gleichungsbasiertes Modell . . . . .	140
2.2.3.6	<i>Slow Boat-</i> und <i>Express Train-</i> Modelle . . . . .	147
2.2.3.7	Parameter-Optimierung . . . . .	148
2.2.3.8	Statistische Auswertung . . . . .	150
3	ERGEBNISSE	153
3.1	Untersuchung selektionsbedingter Divergenzen . . . . .	153
3.1.1	Betrachtete Selektions-Faktoren . . . . .	153
3.1.2	Populations-Struktur . . . . .	155
3.2	Einfluß multipler <i>Admixture</i> -Ereignisse . . . . .	167
3.3	Wirkung von <i>Sex-biased Admixture</i> . . . . .	169



3.3.1	Migrations-Verhalten indigener, rezenter Polynesier . . . . .	169
3.3.2	Verteilung asiatischer Marker-Varianten im Untersuchungsgebiet . . . . .	170
3.3.3	Gleichungsbasiertes Modell . . . . .	173
3.3.3.1	Modell-Anpassung . . . . .	173
3.3.3.2	Kreuzvalidierung . . . . .	184
4	ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE UND DISKUSSION	187
4.1	Untersuchung selektionsbedingter Divergenzen . . . . .	187
4.2	Einfluß multipler <i>Admixture</i> -Ereignisse . . . . .	193
4.3	Wirkung von <i>Sex-biased Admixture</i> . . . . .	197
4.3.1	Migrations-Verhalten indigener, rezenter Polynesier . . . . .	198
4.3.2	Verteilung asiatischer Marker-Varianten im Untersuchungsgebiet . . . . .	199
4.3.3	Ergebnisse der Modell-Läufe . . . . .	201
4.3.4	Kreuzvalidierung . . . . .	206
4.4	Schlußfolgerungen . . . . .	207

### III ANALYSE DER BIOLOGISCHEN DIVERSITÄT

1	EINFÜHRUNG	211
2	MATERIAL UND METHODEN	215
2.1	Material . . . . .	215
2.1.1	Populations- und Individuen-spezifische Daten	215
2.1.2	Topographie der Erdoberfläche . . . . .	215
2.1.3	Angaben zum Residenz-Verhalten . . . . .	215
2.2	Methoden . . . . .	217
2.2.1	Pazifische Diversität im Kontext der <i>Out of Africa</i> -Migration . . . . .	217
2.2.1.1	Theoretischer Hintergrund . . . . .	217
2.2.1.2	Vorgehen . . . . .	219
2.2.1.3	Schätzung erwarteter Heterozygositäten . . . . .	220
2.2.1.4	Schätzung von Migrations-Distanzen . . . . .	221
2.2.2	Geographische Diversitäts-Verteilung . . . . .	223
2.2.2.1	Graphische Darstellung . . . . .	223
2.2.2.2	Modellierung der geographischen Diversitäts-Verteilung . . . . .	223
2.2.2.3	Explorative Analyse der geschätzten Migrationsraten . . . . .	232
2.2.2.4	Differenz Geschlechts-spezifischer Migrationsraten und Residenz-Verhalten	233
2.2.3	AIM-Diversität und Ursprungsort austronesischer Ozeanier . . . . .	234
2.2.3.1	Hintergrund . . . . .	234
2.2.3.2	Methodik . . . . .	234

3	ERGEBNISSE	239
3.1	Pazifische Diversität im Kontext der <i>Out of Africa</i> -Signatur . . . . .	239
3.2	Geographische Diversitäts-Verteilung . . . . .	242
3.2.1	Explorative Analyse . . . . .	242
3.2.2	Modellierung der geographischen Diversitäts-Verteilung . . . . .	244
3.2.3	Zusammenhang zwischen Migrationsraten und geodätischer Distanz . . . . .	247
3.2.4	Differenz Geschlechts-spezifischer Migrationsraten und Residenz-Verhalten . . . . .	249
3.3	AIM-Diversität und Ursprungsort austronesischer Ozeanier . . . . .	250
4	ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE UND DISKUSSION	253
4.1	Pazifische Diversität im Kontext der <i>Out of Africa</i> -Signatur . . . . .	253
4.2	Geographische Diversitäts-Verteilung . . . . .	256
4.2.1	Explorative Analyse . . . . .	256
4.2.2	Modellierung der geographischen Diversitäts-Verteilung . . . . .	259
4.2.3	Zusammenhang zwischen Migrationsraten und geodätischer Distanz . . . . .	262
4.2.4	Differenz Geschlechts-spezifischer Migrationsraten und Residenz-Verhalten . . . . .	264
4.2.5	Methoden-Kritik . . . . .	265
4.3	AIM-Diversität und Ursprungsort austronesischer Ozeanier . . . . .	266
4.4	Schlußfolgerungen . . . . .	268
SYNOPSIS		
1	SCHLUSSFOLGERUNGEN	273
1.1	Wie sind die ozeanischen Populationen biologisch strukturiert? . . . . .	273
1.2	Wie sind die widersprüchlichen Signaturen der humanen Teilgenome zustande gekommen? . . . . .	274
1.3	Ist ein Einfluss des Residenz- auf das Migrations-Verhalten nachweisbar? . . . . .	276
1.4	Kann das <i>Express Train</i> - oder das <i>Slow Boat</i> -Modell die heutige Verteilung biologischer Marker besser erklären? . . . . .	277
1.5	Ist die Entstehung der rezenten Polynesier aus den Lapita-Menschen denkbar? . . . . .	278
1.6	Welche generelle Migrations-Dynamik herrschte im Südpazifik? . . . . .	279
1.7	Wo ist der wahrscheinliche Ursprungsort der austronesischen Kolonisten <i>Remote Oceanias</i> zu suchen? . . . . .	280

2	REKONSTRUKTION DER PAZIFISCHEN BESIEDLUNGSGESCHICHTE	283
---	------------------------------------------------------	-----

## APPENDIX

A	TABELLEN	293
A.1	Klassische genetische Marker (ABO, MNS, Rhesus) . . .	293
A.2	HLA-Klasse I- und -Klasse II-Gene . . . . .	310
A.3	Mitochondriale Haplogruppen . . . . .	322
A.4	Y-chromosomale Haplogruppen . . . . .	332
A.5	Verwendete Landmarks und Güte ihrer Schätzer . . . .	342
B	ABBILDUNGEN	345
B.1	Geographische Verteilung der Rhesus-Haplotypen . . .	345
B.2	Geographische Verteilung häufiger <i>HLA-DRB1</i> -Allele .	347
B.3	Geographische Verteilung wichtiger mtDNA-Haplogruppen . . . . .	349
B.4	Geographische Verteilung wichtiger Y-DNA-Haplogruppen . . . . .	351
B.5	Geschätzte $f$ -Statistiken und ihre Konfidenz-Intervalle	353
B.6	Exemplarische Darstellung geschätzter Migrationsrouten . . . . .	357
B.7	Vergleich geschätzter Migrations-Dynamiken . . . . .	359
C	INHALT DES ELEKTRONISCHEN ANHANGS	361

## BIBLIOGRAPHIE

*Population dispersals that led to the colonization of  
islands in Remote Oceania, which began ~3400 B.P.  
from multiple origin points across  
millions of square kilometers of open ocean, are considered to be  
some of the greatest feats of seafaring in human prehistory.*

— Álvaro Montenegro, Richard Callaghan & Scott Fitzpatrick (2016)

*Essentially, all models are wrong  
but some are useful.*

— George Box & Norman Draper (1987)

*Gegen Zielsetzung ist nichts einzuwenden,  
sofern man sich dadurch nicht von interessanten Umwegen abhalten läßt.*

— Samuel Langhorne Clemens (Mark Twain)

## EINLEITUNG

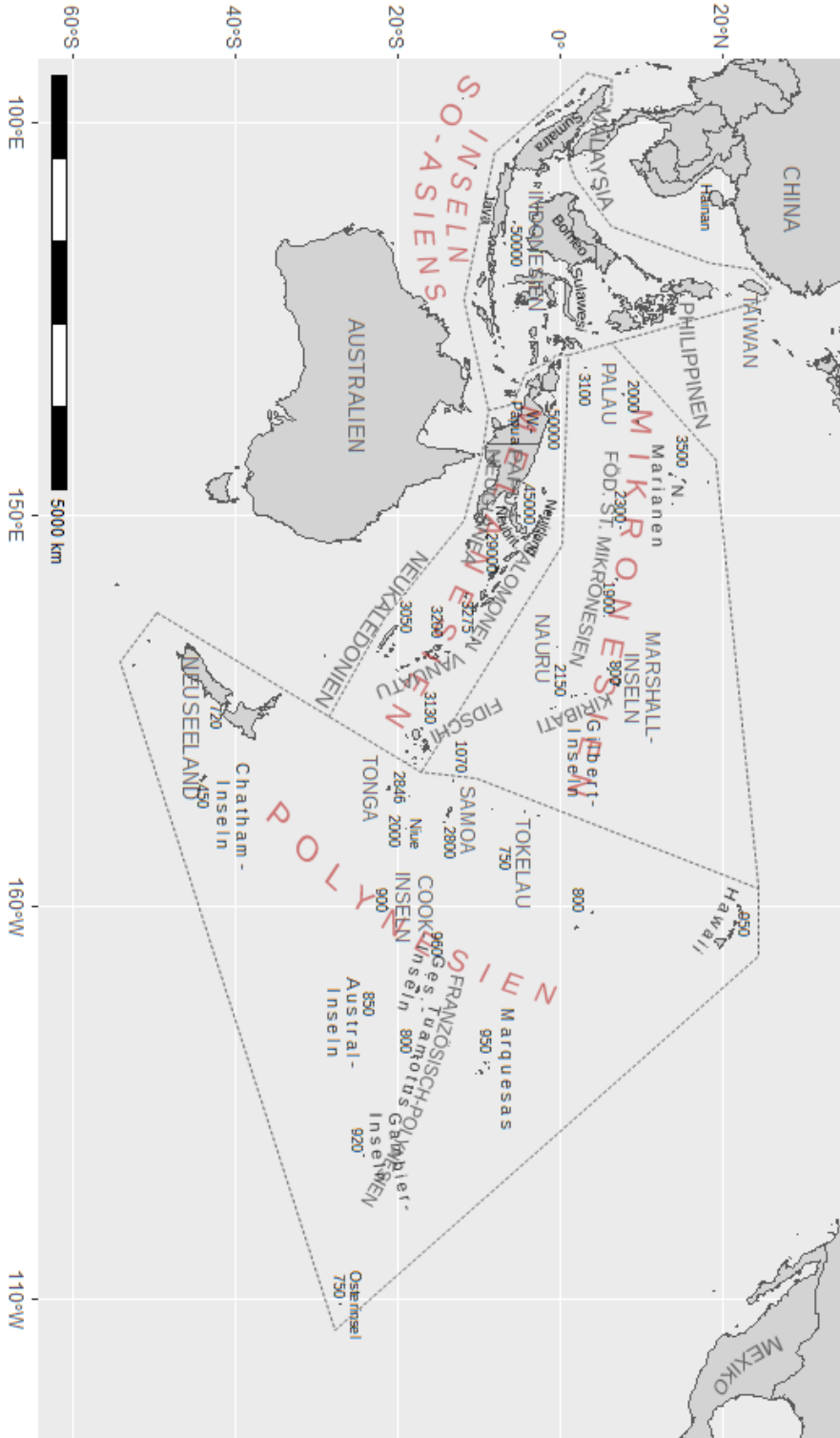


## STAND DER FORSCHUNG

---

Der südliche Teil des pazifischen Ozeans ist mit rund 60 Millionen Quadratkilometern nicht nur der größte zusammenhängende Siedlungsraum der Erde (Marshall 1956), sondern er umfaßt menschheitsgeschichtlich gesehen auch die zuletzt durch neolithische Menschen besiedelten Inseln dieser Welt (Diamond 1988, Matisoo-Smith et al. 1998, Matisoo-Smith 2015). Geographisch läßt sich der Süd-Pazifik, welcher im kartographischen Kontext auch als Ozeanien bezeichnet wird, durch ein Polygon mit den Eckpunkten auf Sumatra, Taiwan, Hawaii, der Osterinsel, Neuseeland und dem südlichsten Punkt Papua-Neuguineas beschreiben. Ausgeschlossen hiervon (dem Untersuchungsgebiet der vorliegenden Arbeit) ist die Landmasse Australiens.

Nach geographischen, kulturellen und ethnologischen Gesichtspunkten wird Ozeanien klassischerweise in weitere Kulturareale untergliedert: i) Taiwan, die philippinischen sowie indonesischen Inseln bilden die in unmittelbarer östlicher Nachbarschaft zum asiatischen Festland liegenden Inseln Südost-Asiens (in der Fachliteratur häufig als ISEA abgekürzt; Carro et al. 2019, Hudjashov et al. 2017, 2018). ii) Südöstlich daran angrenzend liegen die melanesischen Inseln, deren größte Landmasse, Neuguinea, gleichzeitig die zweitgrößte Insel der Erde darstellt. Zusätzlich werden die Inselstaaten der Salomonen, Vanuatu (ehemals Neue Hebriden), Fidschi sowie das französische Übersee-Gebiet Neukaledonien zu Melanesien gezählt. iii) Nördlich an Melanesien sowie nordöstlich an die Inseln Südost-Asiens anschließend liegt Mikronesien. Wie der Name des Areals – gebildet aus den griechischen Wörtern *μικρός* (griech. *mikros* = kleine) und *νησοι* (griech. *nesoi* = Inseln) – bereits andeutet, ist Mikronesien durch eine Vielzahl kleiner Vulkaninseln und (gehobener) Atolle gekennzeichnet, welche sechs Ländern zugeordnet werden: Palau, den Föderierten Staaten von Mikronesien, Kiribati, den Marshall-Inseln, Nauru sowie dem Außengebiet der Vereinigten Staaten von Amerika (mit Guam, den Nördlichen Marianen und Wake). iv) Ein gedachtes Dreieck mit den Eckpunkten Neuseeland, Hawaii und der Osterinsel markiert schließlich den letzten und flächenmäßig größten Siedlungsraum, Polynesien (polynesisches Dreieck; Addison & Matisoo-Smith 2010, Kayser 2010, Matisoo-Smith et al. 1998, Matisoo-Smith 2015). Die zahlreichen Inseln und Inselgruppen Polynesiens (Cook-Inseln, Französisch-Polynesien mit den Austral-Inseln, Gambier-Inseln, Gesellschafts-Inseln, Marquesas und dem Tuamotu-Archipel, Hawaii, Neuseeland, Niue, die Osterinsel, Samoa, Tokelau, Tonga, Tuvalu sowie Wallis & Futuna) bil-



### Abb. 1: Geographie Ozeaniens

Die Karte zeigt den geographischen Kontext des Untersuchungsgebiets der vorliegenden Arbeit. Darin sind die vier Kulturareale (Inseln Südost-Asiens, Melanesien, Mikronesien und Polynesien; gestreckte Großbuchstaben), einschließende Länder (Großbuchstaben), Inselgruppen, Archipele und sonstige wichtige Areale (gestreckte Groß- & Kleinbuchstaben) sowie wichtige Inseln (normale Typographie) eingezeichnet. Die zusätzlich angegebenen Zahlen stellen die ältesten Radiocarbon-Datierungen (angegeben in Jahren vor dem üblichen  $^{14}\text{C}$ -Referenzjahr 1950; BP) dar (Rieth & Cochrane 2018).



den schließlich die östliche Begrenzung Ozeaniens, welche im Westen an Melanesien und Mikronesien angrenzt. Eine Besonderheit (mit ihrer Lage außerhalb des polynesischen Dreiecks) bilden die polynesischen Exklaven (z. B. Kapingamarangi, Nukumanu, Ontong Java, Rennell & Bellona, Tikopia, etc.), auf denen eine nach kulturellen und linguistischen Gesichtspunkten mehrheitlich polynesisch Bevölkerung lebt. Diese polynesischen Exklaven liegen im melanesischen und mikronesischen Siedlungsraum. Gemeinhin wird angenommen, daß sie von den westpolynesischen Inseln (Samoa, Tokelau, Tonga und Tuvalu) her besiedelt wurden (Addison & Matisoo-Smith 2010, Bayard 1966). Dabei wurden diese Exklaven entweder initial durch Polynesier kolonisiert oder die vorherige indigene Bevölkerung (teilweise) verdrängt (Ward et al. 1973). Die geographische Lage der hier genannten Regionen Ozeaniens sowie der zu ihnen gehörenden wichtigsten Inseln und Archipеле, die im Rahmen der vorliegenden Arbeit Erwähnung finden, ist in Abb. 1 dargestellt.

Bereits die ersten europäischen Entdecker der entfernt vom Festland liegenden Inseln bemerkten nicht nur die sprachlichen und kulturellen, sondern auch die phänotypischen Unterschiede der Bewohner einzelner pazifischer Regionen. So leben beispielsweise in Polynesien eher hochgewachsene hellhäutige Bewohner mit mandelförmigen Augen, die an die auf dem asiatischen Festland lebenden Ethnien erinnern, während die Melanesier um Neuguinea herum (Papuaner) kleiner und dunkelhäutig sind. Aus diesen offensichtlichen, unterscheidbaren Merkmalen ging einerseits die im vorangegangenen Absatz aufgeführte Einteilung in Kulturareale hervor, zu deren Entstehung maßgeblich Jules Dumont d'Urville 1832 durch die Prägung der Begriffe Melanesien, Mikronesien und Polynesien beitrug (Addison & Matisoo-Smith 2010). Andererseits führten die beobachtbaren Unterschiede und Gemeinsamkeiten bald zu einer bis heute andauernden Diskussion über die Besiedlungsabfolge Ozeaniens und den Ursprung der polynesischen Urahnen (Proto-Polynesier) (Howard 1967). So gingen die Verfechter früher Theorien beispielsweise von einer autochthonen Entstehung der Polynesier (Lesson 1880 – 1884) oder von einer Einwanderung der Proto-Polynesier aus dem Westen über Indonesien aus, die unabhängig von der Kolonisierung Neuguineas geschah (Fornander 1878, Smith 1910).

Von einer ebenso unabhängigen Besiedlung Polynesiens über den Westpazifik ging auch der Missionar William Ellis (1827) aus. Er bemerkte jedoch zusätzlich kulturelle und sprachliche Gemeinsamkeiten zwischen den hawaiianischen Polynesiern und den indigenen Einwohnern Perus. Die Idee eines regelmäßigen kulturellen Austausches und Genflusses zwischen westpazifischen Bewohnern und indigenen Amerikanern oder gar die Annahme einer Besiedlung Polynesiens durch mittel- oder südamerikanische Völker, stieß im 20. Jahrhundert auf immer mehr Anklang (z. B. Emory 1942, MacMillan-Brown 1924, Te

Rangi Hiroa 1938) und wurde schließlich durch Thor Heyerdahl und seine Reise mit der Kon-Tiki 1947 auch in nicht-wissenschaftlichen Kreisen populär. Heyerdahl (1950, 1952) begründete die Gegenwart indigener Amerikaner in Polynesien mit zahlreichen ethnologischen, linguistischen und archäologischen Belegen: Beispielsweise wurden bereits in Zeiten präeuropäischen Kontakts verschiedene indigen amerikanische Nutzpflanzen in Polynesien kultiviert. Das bekannteste Beispiel dieser Pflanzen ist die *Süßkartoffel* (*Ipomoea batatas*), welche in den Quechua-Sprachen als *kumar* und in Polynesien als *kumara* (oder einem der Kognate des Wortes, z. B. *kumala*, *umala*, *'uala*) bezeichnet wird (Scaglione 2005). Darüber hinaus wären die Steine der megalithischen Bauten Polynesiens (zu zeremoniellen Zwecken erbaute Steinplattformen, sog. *Maraes*, z. B. auf der Osterinsel, Rapaïti oder Tongatapu) ähnlich passgenau behauen wie die zentral- und südamerikanischen Relikte (z. B. in Tiahuanaco, Cusco oder Pisac). Neben scheinbar homologen Ortsnamen stützt sich Heyerdahls These einer Besiedlung Polynesiens von Amerika ausgehend außerdem auf ähnliche Kosmologien und physisch-anthropologische Indizien (z. B. dem fast vollständigen Fehlen der ABO-Blutgruppe B in beiden Kulturen). Zuletzt führt Heyerdahl auch die Legende um den pan-andinen Schöpfergott Wirqucha (syn. Viracocha) an, welcher bei einer Reise Kontakt mit Bewohnern der fernab vom amerikanischen Kontinent gelegenen pazifischen Inseln gehabt haben soll. Diese Legende erinnert zudem an eine peruanische Überlieferung, nach welcher der Sohn des Inka-Herrschers Pachacútec Yupanqui, Túpac Inca Yupanqui, mit Flößen aus Balsaholz weit in den Pazifik hinaus gefahren sein soll und mit den dortigen Bewohnern interagierte (Heyerdahl 1995, Storey et al. 2001). Aber auch wenn sich bis heute immer wieder Indizien für einen voreuropäischen Kontakt zwischen indigenen Amerikanern und Pazifikern finden (vgl. Cann 1994, Lie et al. 2006, Moreno-Mayar et al. 2014, Simmons et al. 1962, Storey et al. 2007, Sykes et al. 1995, Thorsby 2012, Thorsby et al. 2009), so fehlt bislang eine kausale Indizienkette für die Existenz großer amerindischer Einflüsse innerhalb des Pazifiks. Plausibler scheint vielmehr die Idee, daß in früheren Jahrhunderten die erfahrenen polynesischen Navigatoren und Nautiker mehrmals an den Küsten Mittel- und Südamerikas anlandeten und bei ihrer Rückkehr verschiedene Güter (z. B. die *Süßkartoffel*) oder Lehnwörter mitbrachten (Malaspinas et al. 2014, Matisoo-Smith & Ramirez 2010, Scaglione 2005, Scaglione & Cordera 2011). Der Beitrag amerikanischer Genvarianten zum Genpool der Polynesier und der Einfluß der präkolumbianisch-amerikanischen auf die pazifische Kultur wird daher als weitestgehend gering eingeschätzt und läßt sich genetisch nicht nachweisen (Bonatto et al. 1996, Fehren-Schmitz et al. 2017, Thomson et al. 2014).

Archäologische und linguistische Studien (Anceaux 1965, Solheim 1964, Wurm 1967), die – ebenso wie Radiocarbon-Datierungen (vgl.

Kirch 2000) – immer mehr Indizien für eine sukzessive West-nach-Ost-Ausbreitung des modernen Menschen innerhalb des Süd-Pazifiks zu Tage brachten, verdrängten schließlich die Idee einer Besiedlung Ozeaniens durch indigene Amerikaner vollends. Auch die Analyse weiterer klassischer genetischer Polymorphismen sowie die entwickelten molekulargenetischen Analyseverfahren lieferten bald dahingehende Schlußfolgerungen (Hagelberg & Clegg 1993, Hertz et al. 1989, Hill et al. 1985, Serjeantson et al. 1982). Kranimetrische Vergleiche polynesischer Schädel mit denen benachbarter Regionen zeigten ebenso eine starke Affinität zu den benachbarten pazifischen Populationen (Howells 1973, Ishida & Dodo 1993, Pietrusewsky 2008b, Pietrusewsky et al. 2016) und haben gleichzeitig die morphologische Homogenität der Polynesier offengelegt, welche sich durch verschiedene Charakteristika ausdrückt, z. B. die pentagonale Form der Schädel polynesischer Individuen in der *Norma occipitalis* (Hinteransicht) oder das Vorhandensein eines in der Fachliteratur als *Rocker jaw* bezeichneten Mandibel-Morphotyps (Houghton 1977, 1991, Howells 1979, Pietrusewsky 1996). Daher geht man heute wieder von einer Besiedlung Ozeaniens vom Westen her aus, welche in zwei großen Wellen stattgefunden haben soll: i) Zunächst wurden – begünstigt durch den niedrigen Meeresspiegel während des letzten glazialen Maximums – die Inseln Südost-Asiens, Neuguinea und ein Großteil der salomonischen Inseln kolonisiert. ii) Erst zeitlich deutlich später wurden schließlich die bis dahin noch unbesiedelten Inseln des Süd-Pazifiks besetzt.

Die Kolonisierung Neuguineas erfolgte vermutlich im unmittelbaren Anschluß an die spätpleistozäne Ankunft der ersten *Out of Africa*-Migranten, welche über die Levante entlang der Küste Asiens (Küstenroute; Macaulay et al. 2005) ins Gebiet des heutigen malaiischen Archipels einwanderten (Carro et al. 2019, Groucutt et al. 2018, Oppenheimer 2009). Auf ihrem Weg durch Südost-Asien scheinen sich diese Migranten mit einer Gruppe *Denisova*-Menschen durchmischt zu haben (Bae et al. 2017, Martínón-Torres et al. 2017, Reyes-Centeno et al. 2014). Dieser Genfluß erlaubt es, die Nachfahren der späteren Besiedler Neuguineas und Australiens molekulargenetisch von den rezenten Bewohnern West-Indonesiens und des nahen südostasiatischen Festlands zu unterscheiden, für die sich keine *Denisova*-Teilgenome nachweisen lassen. Daraus läßt sich schlußfolgern, daß die heutigen Bewohner des westlichen Teils der Inseln Südost-Asiens die Nachkommen sekundärer Einwanderer sein müssen und sich ihre Vorfahren genetisch von den Proto-Papuanern unterschieden (Reich et al. 2011).

Die Besiedlung Neuguineas und schließlich auch Australiens selbst wurde durch einen deutlich niedrigeren Meeresspiegel (durch das in den kontinentalen Eismassen während der letzten Eiszeit gebundenen Wassers; Reduktion des Meeresspiegels während des glazialen Maximums im Vergleich zu heute um etwa 135 m; Lambeck et al. 2014,

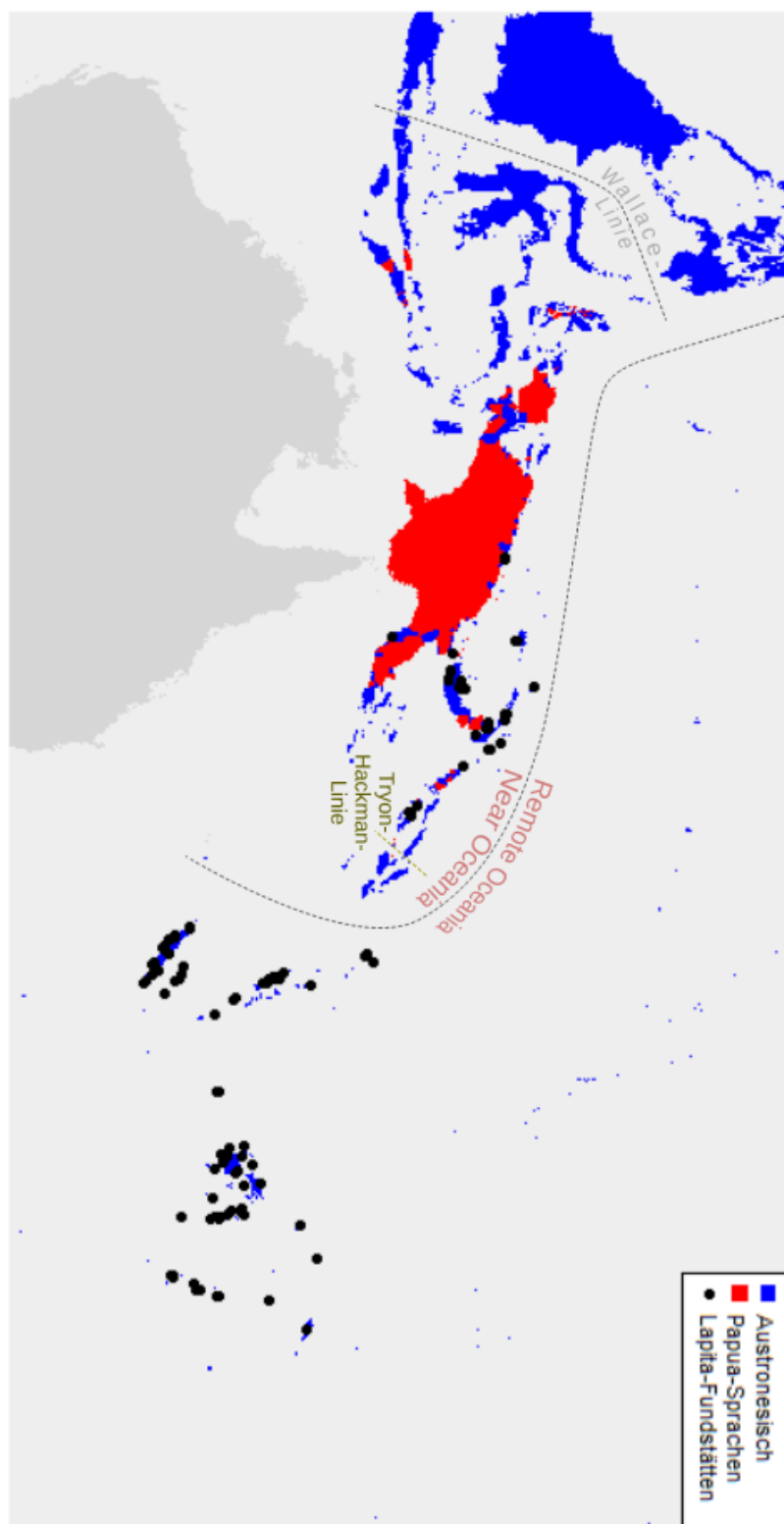
Lewis et al. 2013, Woodroffe et al. 2000) begünstigt, so daß der heute aus mehreren Inseln bestehende malaiische Archipel (Indonesien) im Wesentlichen aus einer großen Landmasse (Sunda) bestand. Lediglich einige wenige der heutigen indonesischen Inseln (z. B. Sulawesi) waren weiterhin alleinstehend und nicht Bestandteil Sundas (Kealy et al. 2018). Der eiszeitlich bedingte Rückgang des Meeresspiegels hatte darüber hinaus auch die Ausbildung einer weiteren zusammenhängenden Landmasse zur Folge, welche Australien, Neuguinea und einige der sie umgebenden kleineren Inseln (z. B. Aru-Inseln) einschloß und heute als Sahul bezeichnet wird (Carro et al. 2019). Nach dem Überwinden der das Sunda- vom Sahul-Land trennenden Meerenge (Mindest-Distanz 100 km; Bird et al. 2019) vor ca. 50000 Jahren konnte so zeitgleich das heutige Neuguinea und Australien kolonisiert werden (Clarkson et al. 2015, O'Connell & Allen 2015, Summerhayes et al. 2010a). Die Besiedlung des Bismarck-Archipels (mit Neubritannien und Neuirland) war etwa 45000 Jahre BP beendet (Buck & Viðarsdóttir 2012) und die Kolonisierung der in Sichtweite liegenden Inseln der nördlichen Salomonen erfolgte bis vor 29 ka BP (Lum et al. 2002, Wickler & Spriggs 1988). Lediglich die zu den Salomonen gehörenden Reef- und Santa Cruz-Inseln blieben dabei unbesiedelt. Das Gebiet der Inseln Südost-Asiens, Neuguineas sowie der nördlichen Salomonen (und somit alle Inseln, die im Rahmen der ersten, frühen pazifischen Migrationswelle besiedelt wurden) wird heute als *Near Oceania* bezeichnet (Green 1991a, 1999, Pawley & Green 1973).

Dem Gebiet *Near Oceanias* stehen alle nicht im Zuge der ersten Migrationswelle kolonisierten pazifischen Regionen (restliche Inseln Melanesiens, Mikronesiens und Polynesiens) gegenüber, die unter dem Begriff *Remote Oceania* zusammengefaßt werden und erst im Rahmen einer zweiten Migrationswelle kolonisiert wurden (Addison & Matisoo-Smith 2010, Cox & Lahr 2006, Friedlaender et al. 2008). Die ersten Besiedlungsspuren in Mikronesien treten etwa zeitgleich mit den ersten Relikten der Kolonisten in Ost-Melanesien auf (Clark 2004). Diese Ereignisse scheinen sich zeitlich nahtlos an die Ausbreitung der austronesischen Sprachen innerhalb der Inseln Südost-Asiens anzugliedern, die vor etwa 4500 Jahren begann (Gray et al. 2009, Lansing et al. 2011, Lipson et al. 2014, Vallée et al. 2016, Xu et al. 2012). Die These, daß die Besiedlung *Remote Oceanias* mit dieser sog. austronesischen Expansion assoziiert ist, erhält weitere Evidenz durch die Tatsache, daß alle indigenen Sprachen der besiedelten Inseln *Remote Oceanias* zur Familie der austronesischen Sprachen gehören. Lediglich in weiten Teilen Neuguineas sowie auf einigen der Neuguinea umgebenden Inseln werden heute nichtaustronesische Sprachen gesprochen, die mehreren Sprachfamilien angehören und als Papua-Sprachen zusammengefaßt werden (vgl. Abb. 2). Die Ausbreitung Landwirtschaft betreibender austronesisch-sprechender Menschen innerhalb *Near Oceanias* (austro-

nesische Expansion) endete also wahrscheinlich in der Kolonisierung noch unbesiedelter Inseln *Remote Oceanias* (Bellwood 2011, Lansing et al. 2011, Lum & Cann 2000).

Neben geringfügig früheren  $^{14}\text{C}$ -Daten auf den im mikronesischen Siedlungsgebiet liegenden Marianen (Clark 2004, Rainbird 1994), liefern die mit der sog. Lapita-Kultur assoziierten archäologischen Stätten die frühesten Siedlungsspuren innerhalb *Remote Oceanias* (Bedford et al. 2006, Denham et al. 2012, Gifford & Shutler 1956, Golson 1961, Green 1991b, Petchey et al. 2014). Dies legt den Schluß nahe, daß auch die Besiedlung Mikronesiens durch Lapita-Leute vorangetrieben wurde (Addison & Matisoo-Smith 2010, Clark 2004, Kirch 2000, Pugach et al. 2021). Die bislang bekannten Fundstätten des Lapita-kulturellen Komplexes, der sich durch seine charakteristischen zahnstichverzierten Keramiken auszeichnet (Matisoo-Smith 2015), erstrecken sich von den Küsten Papua-Neuguineas bis nach Tonga und Samoa (Abb. 2). Die frühesten Lapita-Funde stammen von den St.-Matthias-Inseln im Bismarck-Archipel (nordwestlich von Neuirland) und datieren auf ein Alter von 3350 – 3500 Jahren (Summerhayes et al. 2010b). Die Besiedlung der ersten polynesischen Inseln durch die Lapita-Leute erfolgte jedoch erst über 500 Jahre später, ca. 2850 Jahre BP (Burley et al. 2012), und bis zur Kolonisierung der zentral im polynesischen Dreieck liegenden Inseln (Cook-Inseln und Französisch-Polynesien) vergingen weitere 1500 – 2000 Jahre (vgl. Abb. 1).

Die geographische Herkunft und Genese der Lapita ist noch nicht abschließend geklärt. So wurde beispielsweise die autochthone Entwicklung der Lapita-Leute im Bismarck-Archipel aus den papuanischen Nachfahren der ersten, frühen Besiedlungswelle diskutiert (Anson 1986). Allerdings sprechen mehr Argumente dafür, daß die Lapita-assozierten Menschen sekundäre Siedler darstellen: Beispielsweise lassen die archäologischen Funde der Lapita-Stätten keinen Rückschluß auf graduelle Entwicklungen zu. Die Verbreitung der zahnstichverzierten Keramiken identischen Typs (Form und Design) über eine Ausdehnung von knapp 5000 km und über 500 Jahre implizieren vielmehr, daß die Besiedlung *Remote Oceanias* durch eine Menschengruppe oder mehrere nahe verwandte Populationen mit geteilter und bereits vollständig entwickelter Kultur geschah (Kirch & Hunt 1988, Kirch 2000, Lum et al. 2002). Aber auch genomweite SNP-Analysen aus aDNA von Lapita-assozierten Knochen des *H. sapiens* zeigen eine stärkere Assoziation der Lapita zu rezenten Bewohnern Ostasiens als zu heutigen Einwohnern *Near Oceanias* (Skoglund et al. 2016). Darüber hinaus sind die Lapita-Fundstätten in Neuguinea nur dort bekannt, wo noch heute kleine austronesisch-sprachige Enklaven existieren (Abb. 2). Dies läßt wiederum den Rückschluß zu, daß die Lapita-Kultur aus Südost-Asien – möglicherweise Taiwan (*Out of Taiwan*-Theorie; vgl. Ko et al. 2014) – stammt, wo die austronesischen Sprachen entstanden sind (Gray et al. 2009) und von wo aus die Lapita-



**Abb. 2: Verbreitungsgebiet ozeanischer Sprachen und Ausdehnung des Lapita-Siedlungsraums**

Während die nichtaustronesischen, papuanischen Sprachen (rot) eng lokal auf das Gebiet Neuguineas und einige der nahe liegenden indonesischen und salomonischen Inseln beschränkt sind, zeigen die austronesischen Sprachen (blau) ein großes Verbreitungsgebiet, welches sich auch außerhalb des sichtbaren Bereichs in der dargestellten Karte über alle restlichen Inseln Ozeaniens, weite Teile des südostasiatischen Festlands und sogar bis vor die Küste Afrikas (Madagaskar) erstreckt (Cox & Lahr 2006, Gray et al. 2009, Hurler et al. 2003). Zusätzlich sind die wichtigsten Lapita-Fundstätten als schwarze Punkte und somit das vermutliche Verbreitungsgebiet der Lapita-Kultur eingezeichnet. Außerdem sind drei potentielle biogeographische Linien (Grenze zwischen *Near* und *Remote Oceania*, Tryon-Hackman-Linie und Wallace-Linie) eingezeichnet, welche mögliche Grenzen historischer Populations-Expansionen darstellen. Die Karte der Verteilung der Sprachgruppen wurde auf Grundlage der Daten aus <http://transnewguinea.org> (Greenhill 2015, EQ1) und <https://abvd.shh.mpg.de/austronesian> (Greenhill et al. 2008, EQ2) interpoliert. Zusätzlich wurden weitere Datenpunkte hinzugefügt, um die nichtaustronesischen Sprachen Bougainvilles (Tryon 2015) darzustellen. Informationen zu den Lapita-Fundstellen stammen aus folgenden Publikationen: Baret et al. 2000, Barp et al. 2006, Bedford 2003, Bedford & Spriggs 2007, Bedford et al. 1998, 2004, 2006, Best 1984, Burley 2007, Burley et al. 1999, Crosby 1988, David et al. 2011, Davidson et al. 1990, Dickinson & Green 1998, Ewins 1995, Felgate 2001, 2007, Frimigacci 1975, Frimigacci & Siorat 1988, Galipaud 1988, 1998, 2001, Galipaud & Kelley 2007, Galipaud & Vienne 2005, Garling 2003, Gifford & Shutler 1956, Golson 1992, Green 1976, Green & Anson 1991, 2000, Hunt 1980, Hunt et al. 1999, Kay 1984, Kirch 1988, Kumar et al. 2004, Lilley 1991, 2002, Marshall et al. 2000, McCoy & Cleghorn 1988, McEldowney & Ballard 1991, Nunn 1999, 2007, Nunn & Matararaba 2000, Nunn et al. 2004, 2005, 2007, O'Day et al. 2004, Palmer 1966, Parke 2000, Poulsen 1987, Sand 1993, 1994, 1996, 1998a, 1998b, 1999, Sand & Outecho 1992, 1994, Sand et al. 1999a, 1999b, 2000, 2001, Semah & Galipaud 1992, Specht 1968, Specht & Gosden 1997, Specht & Torrence 2007, Specht et al. 1988, Spennemann 1989, Spriggs 1997, Summerhayes 2000a, 2000b, Summerhayes & Scales 2005, Summerhayes et al. 2007, Swadling 1992, Swadling et al. 1988, Terrell & Welsch 1997, White 1992, White & Downie 1980, White & Harris 1997, Wickler 2001.

Siedler die austronesischen Sprachen nach *Near* und *Remote Oceania* hinein brachten (Addison & Matisoo-Smith 2010, Blust 1996).

Die Zierkeramik, welche in den jüngeren Fundschichten der westpolynesischen Inseln der zahnstichverzierten Keramik unmittelbar folgt, könnte sich aus den Lapita-Keramiken entwickelt haben (Addison & Matisoo-Smith 2010, O'Day et al. 2004). Aus dieser Überlegung ging das *Lapita only*-Modell (Green 1967) hervor, welches die Entstehung der polynesischen aus der Lapita-Kultur (und damit auch die Polynesier als direkte Nachkommen der Lapita-Leute) postuliert (Kirch & Green 2001). Diese Idee scheint auch durch die morphologische Homogenität der Polynesier (Pietrusewsky 1996), gleiche Charakteristika von Lapita-Schädeln und modernen polynesischen Cranien (Pietrusewsky et al. 2014, Valentin et al. 2016) sowie molekulargenetische Befunde (Friedlaender et al. 2007) gestützt zu werden. Dabei ist jedoch zu bedenken, daß bislang nur wenige mit der Lapita-Kultur assoziierte Individuen gefunden wurden, deren Erhaltungszustand oft sehr schlecht ist und die zudem nicht aus den frühesten Lapita-Fundschichten stammen (Addison & Matisoo-Smith 2010, Bedford et al. 2018, Pietrusewsky 2001, Posth et al. 2019). Die Schlußfolgerungen in Bezug auf morphologische Ähnlichkeiten sind daher schlecht validierbar (Pietrusewsky 1996). Aber auch molekulargenetische Analysen alter Lapita- und Polynesier-DNA liefern zum *Lapita only*-Modell widersprüchliche Schlußfolgerungen (Hagelberg 1997, Lipson et al. 2018, Skoglund et al. 2016).

In der physischen Anthropologie hat sich daher mittlerweile die Diskussion darüber, ob die Lapita-Leute die Proto-Polynesier selbst waren, einen Beitrag zum heutigen Genom und Phänotyp der Polynesier beisteuerten oder die Besiedlung Polynesiens vollständig unabhängig von der Lapita-Kultur gedacht werden kann, verschoben. Heute steht die Frage im Mittelpunkt, mit welcher Dynamik die Besiedlung Ozeaniens stattfand und welche Prozesse dabei eine Rolle spielten. Ausgangspunkt dieser Diskussion sind die unterschiedlichen phylogeographischen und genetischen Signaturen verschiedener Teilgenome der Bewohner des Süd-Pazifiks. Betrachtet man beispielsweise rezente austronesisch-sprachige Populationen der Inseln Melanesiens und Polynesiens, so findet sich dort eine verhältnismäßig hohe Prävalenz für Thalassämie, welche auf eine Deletion im autosomalen Gen für das  $\alpha$ -Globin (für Hämoglobin) hervorgeht ( $\alpha^{3-7}$ III-Mutation) (Hill et al. 1985, Philippon et al. 1995). Thalassämie ist im Allgemeinen dafür bekannt, zu einer Resistenz gegenüber Malaria zu führen. Nach Hill et al. (1987) ist es daher ungewöhnlich, daß in Melanesien und Polynesien, Regionen mit sehr geringen bzw. fehlenden Malaria-Inzidenzen, die  $\alpha^{3-7}$ III-Deletion so stark vertreten ist. Im geographisch nächstgelegenen Malaria-Risikogebiet, auf Neuguinea, ist die  $\alpha^{3-7}$ III-Thalassämie jedoch nahezu absent (Yenchitsomanus et al. 1986), was abermals als Indiz dafür gewertet werden kann, daß die Proto-Polynesier aus der Regi-



on um die Küste Südost-Asiens stammen, wo die  $\alpha^{3/7}$ III-Thalassämie ebenso auffindbar ist (Hill et al. 1985, Setianingsih et al. 2003).

Ähnlich wie bei der  $\alpha^{3/7}$ III-Genvariante findet sich auch eine neun Basenpaare lange Deletion in der intergenischen Region V zwischen dem *Cytochrom-Oxidase II*- (*COII*) und *tRNA<sup>Lys</sup>*-Gen der mtDNA (Redd et al. 1995) in großer Prävalenz in austronesisch-sprachigen Populationen Ozeaniens, jedoch nur selten in den papua-sprachigen Bewohnern Neuguineas. Diese 9-bp Deletion, welche erstmals von Hertzberg et al. (1989) beschrieben wurde, bildet zusammen mit weiteren Einzelnukleotid-Polymorphismen die Haplogruppe B4a1a1. Diese Haplogruppe (sowie ihre Sub-Gruppe B4a1a1a) ist in vielen polynesischen Gesellschaften nahezu fixiert und wird daher – obwohl sie auch innerhalb des südostasiatischen Festlands, den Inseln Südost-Asiens, der melanesischen Inselwelt, Mikronesiens, Polynesiens und Madagaskars vorzufinden ist – als „Polynesisches Motiv“ bezeichnet. Eine phylogeographische Analyse der beiden Haplogruppen B4a1a1 und B4a1a1a sowie ihrer parentalen Paragruppe B4a1a\* zeigte, daß der wahrscheinlichste Entstehungsort des Polynesischen Motivs im Bismarck-Archipel zu suchen ist, wo es in der Nachkommenslinie von Immigranten aus den Inseln Südost-Asiens (wahrscheinlich aus der philippinisch-taiwanesischen Grenzregion oder der indonesischen Insel Sumatra) hervorgegangen ist (Soares et al. 2011).

Sowohl die geographische Verbreitung der  $\alpha^{3/7}$ III-Mutation und das nahezu vollständige Fehlen papuanischer Thalassämie-Varianten innerhalb Polynesiens sowie die hohe Abundanz des Polynesischen Motivs in austronesisch-sprachigen Populationen Melanesiens und Polynesiens galten bald als erste anthropologische Belege für die sog. *Express Train*-Theorie. Diese Theorie, welche 1988 von Diamond formuliert wurde, postuliert, daß die Inseln *Remote Oceanias* initial von Kolonisten aus den Inseln Südost-Asiens (potentiell Taiwan oder den Philippinen) besiedelt wurden, die sich schnell entlang der Küste Neuguineas in den Bismarck-Archipel bewegten und sich erst dort niederließen. Diesem Umstand sei es nach Diamond (1988) geschuldet, daß die einwandernden Austronesier bis zur Ankunft im Bismarck-Archipel nahezu keinen Kontakt mit Papuanern hatten und so die typisch Asien-nahen kulturellen und archäologischen Charakteristika auch während ihrer weiteren Expansion über noch unbevölkerte Inseln *Remote Oceanias* beibehielten (vgl. „*Slow Boat*- und *Express Train*-Modelle“, S. 147, für Informationen zu Varianten des *Express Train*-Modells). Aufgrund der (zunächst nur aus archäologischen und kulturellen Befunden) abgeleiteten schnellen Ausbreitung austronesischer Migranten aus den Inseln Südost-Asiens (möglicherweise Lapita-Leute), die über eine große Distanz ohne Stops entlang der neuguineanischen Küste erfolgt sein soll, erhielt die Theorie ihren Namen, *Express Train*-Theorie.

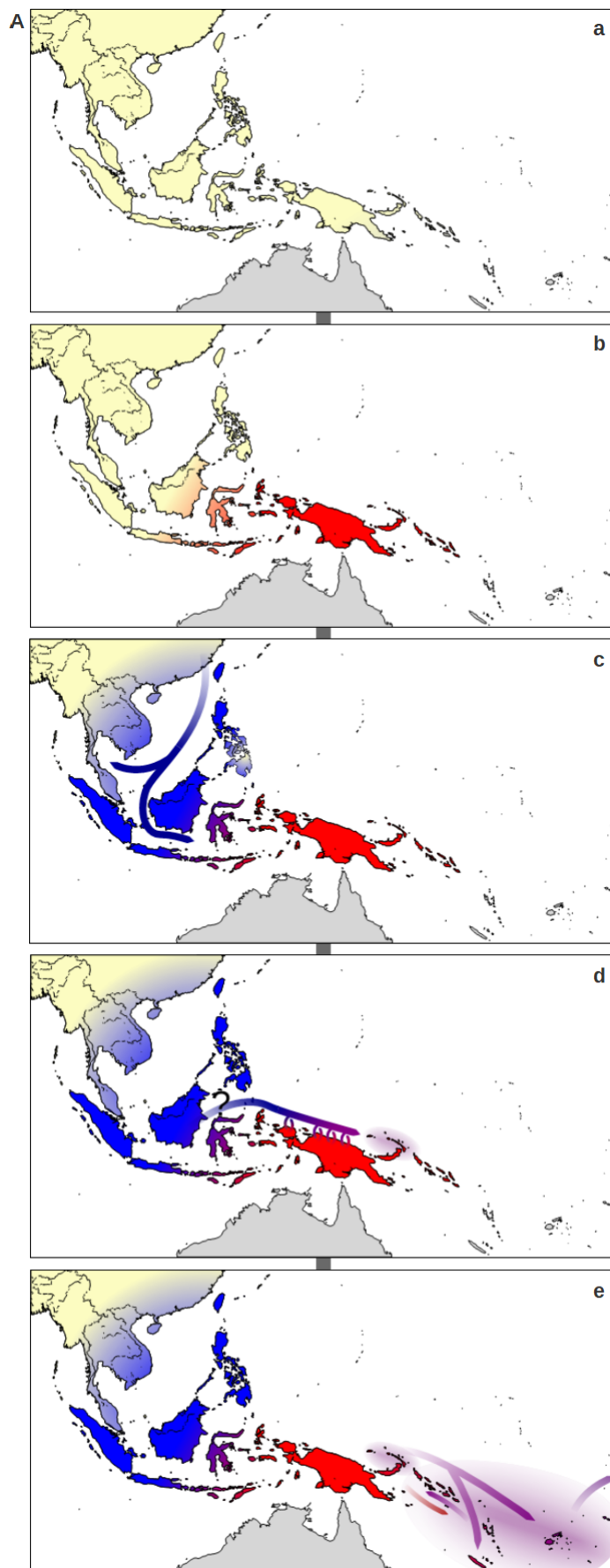
Mit weiteren Indizien für eine *Express Train*-Migration wurde Diamonds Theorie bald zum in der Anthropologie, Linguistik und Archäologie akzeptierten Standard-Modell für die Besiedlung *Remote Oceanias*: Beispielsweise konnten Gray & Jordan (2000) sowie Gray et al. (2009) mit Hilfe phylogenetischer Verfahren zeigen, daß die Genese und Verbreitung pazifischer Sprachen im perfekten Einklang mit einer rapiden Ausbreitung austronesisch-sprachiger Menschen unter Umgehung Neuguineas ist, nachdem die austronesische Sprachfamilie bereits über die Inseln Südost-Asiens expandierte. Aber auch weitere autosomale Daten (z. B. Friedlaender et al. 2008) sowie kranio-metrische Arbeiten (z. B. Hanihara 1994, Howells 1995, Pietrusewsky 2006, 2008a, Pietrusewsky & Chang 2003) lieferten dementsprechende Indizien. Neben dem Polynesischen Motiv im Speziellen deutet aber auch das vollständige mitochondriale Haplogruppen-Frequenz-Spektrum im Allgemeinen auf einen südostasiatischen Ursprung der austronesisch-sprachigen Bewohner *Remote Oceanias* (und damit auf die Plausibilität des *Express Train*-Modells) hin: Bestimmt man die Herkunft der in Polynesien vorfindbaren Haplogruppen und summiert ihre Häufigkeiten auf, so zeigt sich nach Kayser et al. (2006), daß 93,8 % der polynesischen mtDNA-Haplogruppen asiatischen Ursprungs sind und lediglich 6,0 % aus Melanesien (Neuguinea) stammen.

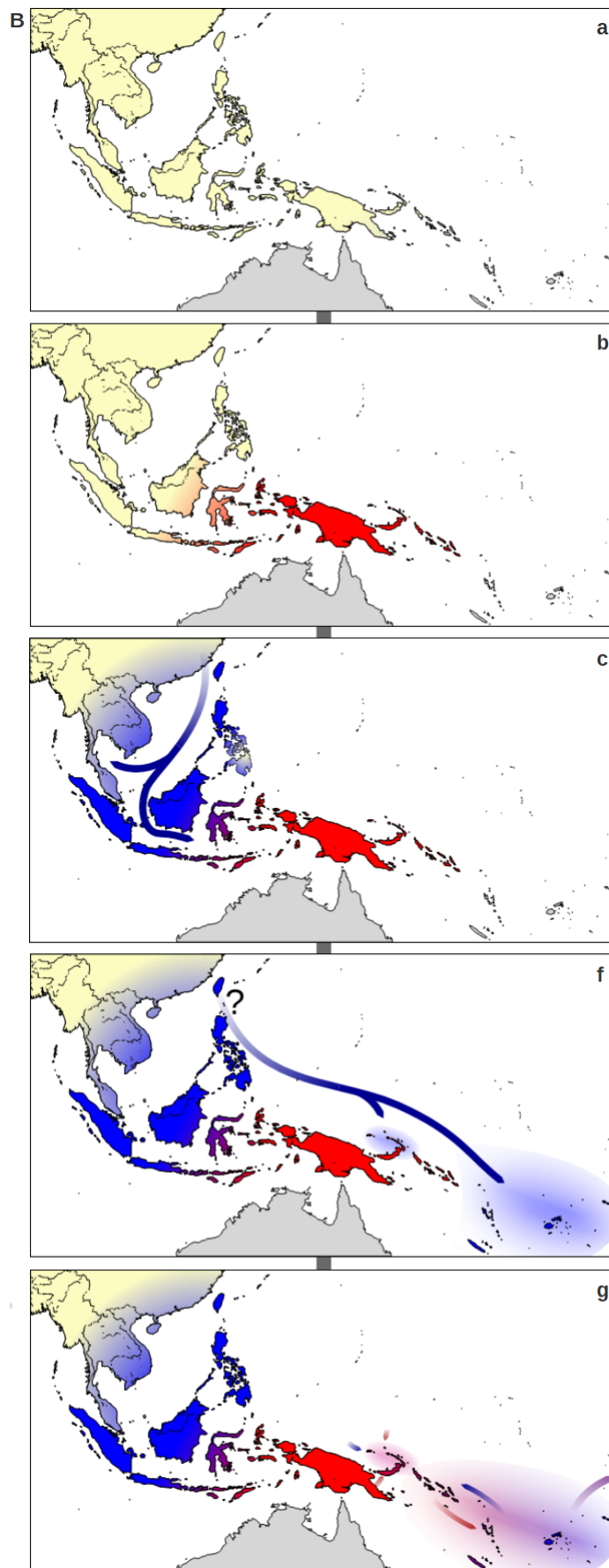
Während diese Häufigkeiten als Belege für die Gültigkeit der *Express Train*-Theorie gesehen werden können, widersprechen andererseits die Häufigkeiten der Y-chromosomalen Haplogruppen diesem erwartbaren Muster: Hier konnten Kayser et al. (2006) lediglich für 28,3 % aller innerhalb Polynesiens vorgefundenen NRY-Haplogruppen eine asiatische Herkunft nachweisen, während eine Haplogruppen-Mehrheit von 65,8 % eher auf eine papuanische Herkunft der Polynesier verweisen. Zu den im vorangegangenen Absatz genannten Indizien widersprüchliche Befunde, wie die größere Ähnlichkeit des polynesischen Y-chromosomalen Haplogruppen-Spektrums zu dem Neuguineas, deuten eher darauf hin, daß sich die nach *Remote Oceania* einwandernden Proto-Polynesier stark mit den Bewohnern Neuguineas durchmischten. Eine solche starke Durchmischung (und damit Genfluß zwischen den einwandernden asiatischen Austronesiern und den Papuanern Neuguineas) impliziert gleichzeitig, daß die Immigration der Proto-Polynesier langsam (und somit eher vergleichbar mit einer Diffusions-Bewegung durch Neuguinea hindurch oder an der Küste der Insel entlang) von staten ging. Daraus wurde die *Slow Boat*-Theorie (Oppenheimer & Richards 2001) abgeleitet, welche von einer dem *Express Train*-Modell vollkommen konträren Migrations-Dynamik der ins Bismarck-Archipel und schließlich nach *Remote Oceania* einwandernden Migranten ausgeht. Auch für die *Slow Boat*-Theorie wurden bald weitere anthropologische Belege gefunden, z. B. Bellwood et al. (2011), Chambers (2006), Chambers & Edinur (2013), Kayser et al. (2000, 2006, 2008a). Abb. 3 stellt dabei die grundsätzlichen Haupt-Aussagen

der *Slow Boat*-Theorie und des *Express Train*-Modells hinsichtlich der Besiedlungsabfolge und Migrations-Dynamik graphisch gegenüber.

Beide Theorien, das *Slow Boat*-Modell und die *Express Train*-Theorie, welche versuchen, die Besiedlung der pazifischen Inseln auf Grundlage anthropologischer, archäologischer und linguistischer Daten zu erklären, können dabei in einer Reihe möglicher Modelle als die entgegengesetzten Endpunkte gedacht werden, die sich hinsichtlich der darin postulierten Migrations-Dynamiken diametral voneinander unterscheiden. Weitere (wenn auch in der anthropologischen Literatur nur wenig beachtete) Modelle in dieser Reihe stellen beispielsweise das *Entangled Bank*- sowie das *Triple I*-Modell dar, welche versuchen, Synthesen der beiden Extrema (*Slow Boat* und *Express Train*) zu bilden. Die *Entangled Bank*-Theorie (Terrell et al. 2001) argumentiert beispielsweise damit, daß die Besiedlungsgeschichte und Migrations-Historie zu komplex ist, um sie realitätsgetreu entflechten zu können. Stattdessen plädieren ihre Befürworter dafür, daß eine der wenigen unbestreitbaren Aussagen darin liegen, daß die Proto-Polynesier (als kulturelle Gruppe, welche asiatische und papuanische Charakteristika vereinen) erst innerhalb Melanesiens entstanden wären. Auch das *Triple I*-Modell (*Intrusion, Integration, Innovation*; Addison & Matisoo-Smith 2010) gibt zu Bedenken, daß die Besiedlungs-Abfolge komplexer gewesen sein kann, als dies in den extremen Theorien beschrieben wird. So scheinen *Slow Boat*-Migrationen auf lokaler Ebene (mit Genfluß zwischen enger benachbarten Populationen) plausibel, die zusammen mit *Express Train*-Verfrachtungen von Individuen (beispielsweise auch von den Inseln Südost-Asiens in Umgehung Melanesiens nach Polynesien) die heutige Diversität der pazifischen Populationen gestalteten. Die Idee einer Veränderung der genetischen Ausstattung von *Express Train*-Migranten in *Remote Oceania* durch einen langsameren (aber dennoch substantiellen) (*Slow Boat*-)Genfluß wurde bereits mehrfach als plausibel erachtet (z. B. Lum et al. 2002, Skoglund et al. 2016). Aber auch einige singuläre und großflächig wirkende Genfluß-Ereignisse (*Admixtures*), *Sex-biased Admixture* (Ungleichverteilung maternaler und paternaler Marker, hervorgerufen durch eine verstärkte Präferenz austronesischer oder papuanischer Frauen für eine Verpaarung mit papuanischen bzw. asiatischen Männern) sowie unterschiedliches Residenz-Verhalten wurden in früheren Publikationen gelegentlich als mögliche Faktoren diskutiert, welche die Ausbildung der widersprüchlichen biologischen Daten (z. B. durch sich unterscheidende Migrationsraten von Frauen und Männern; *Sex-biased Migration*) hervorgerufen haben könnten (Gomes et al. 2017, Hudjashov et al. 2018, Lum et al. 2002, Skoglund et al. 2016, Wollstein et al. 2010).

Während die Vertreter der *Express Train*-Theorie, die sich häufig auf die mitochondriale Signatur der Ozeanier stützen, den Herkunftsort der ersten Kolonisten *Remote Oceanias* eher in Taiwan oder den Philippinen sehen (Bellwood 1991, Brandão et al. 2016, Donohue &





**Abb. 3: Konkurrierende Theorien zur Besiedlung *Remote Oceanias***

Die auf der vorherigen Doppelseite dargestellten Schemata stellen die beiden wichtigsten Theorien zur Kolonisierung des inselmelanesischen und polynesischen Teils *Remote Oceanias* dar, nämlich das *Slow Boat*-Modell (**A**) sowie die *Express Train*-Theorie (**B**). Die mit **a – c** beschrifteten Teil-Abbildungen sind dabei auf beiden Seiten identisch und stellen dem wissenschaftlichen Konsens nach die Frühgeschichte der süd pazifischen Besiedlung durch den Menschen dar. **a**: Die Kolonisierung Ozeaniens beginnt mit der Besiedlung der heutigen Inseln *Near Oceanias*, die etwa 50 ka BP begann und bis 29 ka BP (Besiedlung der zentralen Salomonen) abgeschlossen war (gelbe Farbe; nicht berücksichtigt wurde die Besiedlung Australiens). **b**: Aufgrund des Meeresspiegel-Anstiegs zum Ende der letzten Eiszeit wurden die Bewohner beiderseits der Wallace-Linie voneinander isoliert. Dies förderte die Ethnogenese der Papuaner (auf einigen ostindonesischen Inseln, Neuguinea sowie den westlichen und zentralen Salomonen; rote Färbung). **c**: Vor etwa 5500 Jahren entstand im Gebiet der südchinesischen Küste die austronesische Kultur. Die Austronesier breiteten sich dabei bis ca. 4000 Jahre BP über die Inseln Südost-Asiens aus, wo sie die Menschen mit ursprünglich asiatischem Genotyp verdrängten oder assimilierten (blau). **d**: Nach der *Slow Boat*-Theorie (Oppenheimer & Richards 2001) hätte vor 4500 Jahren eine Gruppe austronesischer Migranten ihr Siedlungsgebiet in den Inseln Südost-Asiens (möglicherweise Wallacea; vgl. Fragezeichen) verlassen, um langsam (in mehreren Generationen) bis ins Bismarck-Archipel vorzudringen. Dabei kam es zu verstärktem Genfluß zwischen diesen Migranten und den Papuanern der Nord-Küste Neuguineas, so daß die Proto-Polynesier bereits genetisch stark durchmischt (möglicherweise als Lapita-Leute) im Bismarck-Archipel ankamen. **e**: Von dort aus drangen sie schließlich nach *Remote Oceania* vor, wo sie die noch unbesiedelten Inseln Melanesiens sowie Polynesiens kolonisierten. Durch Einwanderung von Menschen mit papuanischen Charakteristika und Rück-Migrationen kam es schließlich zur Ausbildung einer austronesischen Kline von Neuguinea bis nach Polynesiens. **f**: Nach dem *Express Train*-Modell (Diamond 1988) sollen hingegen einige Austronesier (vermutlich von Taiwan oder den Philippinen; vgl. Fragezeichen) schnell und damit ohne signifikanten Genfluß mit den Papuanern der Nord-Küste Neuguineas bis ins Bismarck-Archipel und auf die ersten Inseln *Remote Oceanias* vorgedrungen sein, wo sie möglicherweise die Lapita-Kultur begründeten. **g**: Kurz nach dieser Initial-Besiedlung soll es durch Rück-Migrationen und Einwanderung von Menschen mit überwiegend papuanischem Genom zu einer leichten Erhöhung der Anteile papuanischer genetischer Marker innerhalb der *Remote Oceanier* gekommen sein. Ausgehend von Fidschi, Samoa und Tonga wurden schließlich die verbliebenen Inseln Polynesiens kolonisiert.

Denham 2010, Gray et al. 2009, Ko et al. 2014, Ross 2005), wird unter den Vertretern des *Slow Boat*-Modells auch ein Ursprungsort in Indonesien diskutiert (vgl. Oppenheimer & Richards 2001). Als Indizien für einen solchen ultimativen Herkunftsort der Proto-Polynesier aus Indonesien, nämlich innerhalb Wallaceas, dem Gebiet zwischen der Wallace-Linie und der sog. Lydekker-Linie, welche die indonesischen Inseln geographisch von Neuguinea separiert, sprechen beispielsweise archäologische Erkenntnisse (Meacham 1984, Solheim 1994). Andererseits finden sich heute im westlichen Indonesien, auf der Insel Sumatra, einige Populationen mit ähnlich hoher Häufigkeit des Polynesischen Prä-Motivs, der mtDNA-Haplogruppe B4a1a\*, wie auf Taiwan und den Philippinen (Soares et al. 2011). Auch diese Befunde lassen – ähnlich wie entlang eines Transekts von Taiwan nach Indonesien zu- bzw. abnehmende genetische Diversitäten der hypervariablen Region I häufiger mtDNA-Haplogruppen (Melton et al. 1998, Soares et al. 2016, Tabbada et al. 2010) oder auf Y-chromosomalen Daten basierende Koaleszenz-Modelle (Hurles et al. 2002, Soares et al. 2008, Trejaut et al. 2014) – einen Ursprung der finalen Besiedler *Remote Oceanias* im Süden sowie im Norden der Inseln Südost-Asiens plausibel erscheinen.





## PRÄZISIERUNG DER FRAGESTELLUNGEN

---

Der Diskurs über die Besiedlungsgeschwindigkeit und Populations-Dynamiken im Zuge der Kolonisierung *Remote Oceanias*, welcher zur Formulierung der *Express Train*- sowie *Slow Boat*-Theorie geführt hat, konnte auch nicht durch die aDNA-Analyse genomweit hochauflösender Marker beigelegt werden. Zwar zeigten solche genomweiten SNP-Analysen alter DNA (z. B. von Lapita-Proben Vanuatus und frühen West-Polynesiern; Lipson et al. 2018, Posth et al. 2018, Skoglund et al. 2016), daß die frühen Siedler in *Remote Oceania* wahrscheinlich überwiegend asiatischen Ursprungs waren und daß erst anschließender Genfluß zur Einbringung papuanischer Genvarianten führte. Eine plausible, populationsgenetisch-prozessuale Erklärung für die Herausbildung der sich scheinbar widersprechenden phylogeographisch-genetischen Signaturen der menschlichen Teilgenome (insbesondere des Mitochondrioms und der Y-DNA) fehlt bislang jedoch noch. Die primäre Fragestellung der vorliegenden Arbeit lautet deshalb:

- Wie sind die widersprüchlichen genetischen Signaturen zustande gekommen und welche Prozesse können dabei eine Rolle gespielt haben? (Teil II und Teil III)

Darüber hinaus wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit weitere Indizien gewonnen, welche zur Diskussion und Beantwortung weiterer, untergeordneter Fragestellungen dienen:

- Wie sind die ozeanischen Populationen biologisch strukturiert? (Teil I und Teil II)
- Ist ein Einfluß des Residenz-Verhaltens ozeanischer Populationen auf die Migrations-Dynamik nachweisbar? (Teil III)
- Kann das *Slow Boat*- oder das *Express Train*-Modell (zusammen mit weiteren Faktoren) die heutige genetische Landschaft Ozeaniens besser erklären? (Teil II)
- Welche Migrations-Dynamik (Zusammenhang zwischen Migrationsraten bzw. -wahrscheinlichkeit und Migrations-Distanz) herrscht(e) im Süd-Pazifik? (Teil II und Teil III)
- Ist die Entstehung der Polynesier aus den Lapita-Menschen denkbar? (Teil II)
- Wo ist der wahrscheinliche Ursprungsort der austronesischen Kolonisten *Remote Oceanias* (innerhalb der Inseln Südost-Asiens) zu suchen? (Teil III)

Die hinter diesen Fragen in Klammern eingefügten Anmerkungen (Teil I, Teil II bzw. Teil III) geben Auskunft darüber, welche Frage in welchem der drei Teile (vgl. nachfolgendes Kapitel, „Konzeption der vorliegenden Arbeit“, S. 23) dieser Arbeit behandelt wird.

## KONZEPTION DER VORLIEGENDEN ARBEIT

---

Entsprechend der primären Aufgabenstellung der vorliegenden Arbeit, welche die Erklärung der beobachtbaren widersprüchlichen Schlußfolgerungen aus verschiedenen biologischen Daten ist, wurden zur Klärung ihrer Genese und der sie potentiell hervorrufenden Faktoren autosomale, mitochondriale, Y-chromosomale sowie kraniometrische Marker für zahlreiche pazifische Populationen verwendet. Mit Hilfe dieser Daten sowie der aus ihnen abgeleiteten Schätzer (verschiedene Migrations- und andere demographische Parameter) wurden zudem die im vorangegangenen Kapitel genannten, untergeordneten Fragestellungen bearbeitet. Entsprechend der methodischen Bearbeitung der gesamten Aufgabenstellung sowie zur Wahrung der Übersichtlichkeit, wurde die vorliegende Monographie in drei Teil-Bereiche untergliedert, deren Inhalte nachfolgend erörtert werden:

- Im ersten Teil werden zunächst die zur Bearbeitung der Fragestellungen verwendeten genetischen und morphologischen Marker eingeführt. Neben der Herkunft der Daten selbst, werden dabei auch die Methoden erörtert, welche zur Generierung der finalen Datensätze führten (z. B. Schätzung von Allel- und Haplotypen-Häufigkeiten aus Phänotypen-Häufigkeiten, Umwandlung von Haplogruppen-Häufigkeiten in Häufigkeiten Haplogruppen-definierender SNPs und Indels, etc.). Für jeden der so generierten Datensätze wurden (im Rahmen überwiegend konventioneller statistischer Verfahren, z. B. Diskriminanz-Analysen auf Hauptkomponenten, Rekonstruktion phylogenetischer Graphen, Randomisierungs-Tests, etc.) Rückschlüsse über die biologische Strukturierung des pazifischen Untersuchungsgebiets sowie ihre Stratifizierung durch geographische Gegebenheiten bzw. Sprachgruppen-Grenzen gezogen. Die dabei beobachteten unterschiedlichen Rückschlüsse, die sich aus den verschiedenen Datensätzen ergaben, wurden schließlich weiter diskutiert und dienten als Grundwahrheit (*ground truth*) zur Beurteilung der (Teil-)Befunde des darauffolgenden Teils dieser Arbeit.
- Teil II befaßt sich primär mit der Frage danach, welche historischen und damit populationsgenetisch wirksamen Prozesse zur Herausbildung der (aus früheren Studien) bekannten und im Rahmen des ersten Teils zu Tage getretenen Widersprüche führten. Dabei wurden drei Ansätze verfolgt: i) Erklärung der Widersprüche durch eine selektiv bedingte Verschiebung von Marker-Häufigkeiten (seit der Besiedlung des Süd-Pazifiks). ii)

Potentieller Einfluß einiger weniger, aber große Populations-Anteile betreffender Genfluß-Ereignisse (*Admixture*). iii) Wirkung einer Präferenz einwandernder asiatisch-beeinflußter austronesischer bzw. papuanischer Frauen für Männer der anderen Gruppe (*Sex-biased Admixture*), sowie unterschiedlicher Fekunditäten und Migrationsraten.

- In Teil III der vorliegenden Arbeit stand die Analyse der (genetischen) Diversität der Bewohner *Near* und *Remote Oceanias* im Vordergrund. Ähnlich wie für die Marker-Spektren der unterschiedlichen Teilgenome selbst, zeigen auch ihre (relativen) Diversitäts-Verteilungen im geographischen Kontext konträre, sich scheinbar widersprechende Muster. Wie eine Modellierung der Ausbreitung der genetischen Diversitäten zeigte, lassen sich die unterschiedlichen Diversitäts-Verteilungen durch unterschiedliche Mutations- und Migrationsraten (maternal und paternal vererbter Marker und somit beider Geschlechter) hinreichend erklären. Die im Rahmen dieser Modellierung durch Parameter-Optimierung geschätzten Migrationsraten weisen zudem Anzeichen für eine Beeinflussung durch das Wohnort-Verhalten (syn. Residenz-Verhalten) der untersuchten ozeanischen Populationen auf. Des Weiteren läßt eine Analyse der Diversität ancestral-informativer Marker auch einen Rückschluß über den möglichen Herkunftsort der Austronesier zu, welche im Rahmen ihrer expansiven Kolonisierung zu den initialen Besiedlern *Remote Oceanias* wurden.

Die im Rahmen dieser drei Teile identifizierten plausiblen Erklärungs-Ansätze und Schlußfolgerungen werden am Ende der Arbeit in einer finalen, synoptischen Diskussion und Zusammenfassung erneut aufgegriffen sowie im gegenseitigen Kontext erörtert. Diese Erörterung endet schließlich in der modellhaften Beschreibung des Ablaufs der Besiedlung Ozeaniens durch den Menschen, so wie sie nach Maßgabe der in der vorliegenden Arbeit erhaltenen Befunde und Schlußfolgerungen früherer Studien am wahrscheinlichsten erscheint.

## Teil I

### STRUKTUR UND STRATIFIZIERUNG PAZIFISCHER POPULATIONEN

Die rezenten Bewohner der pazifischen Inseln sind die Nachfahren papuanischer und austronesischer Migranten. Eine Analyse verschiedener humaner Teilgenome in diesem Teil der vorliegenden Arbeit zeigte, daß besonders die Einwohner *Remote Oceanias* signifikant unterschiedliche Abstammungs-Anteile dieser initialen Kolonisten in ihren Teilgenomen akkumulierten. Je nach betrachtetem Datensatz scheint somit die Besiedlung *Remote Oceanias* nach dem *Express Train*- oder nach dem *Slow Boat*-Modell plausibler. Darüber hinaus ergaben sich Hinweise darauf, daß Distanz-vermittelte Isolation (*isolation by distance*) sowie Migrations-Barrieren um Neuguinea herum einen wichtigen Beitrag zur Strukturierung pazifischer Populationen leisteten.



## EINFÜHRUNG

---

Die komplexe Besiedlungsgeschichte des südpazifischen Untersuchungsgebiets, welche durch mehrere Besiedlungs-Phasen (Initial-Besiedlung *Near Oceanias*, Ausbreitung austronesisch-sprachiger Siedler bis nach *Remote Oceania* und wahrscheinlich weitere Einwanderungen kontinentalasiatischer Menschen-Gruppen in das Gebiet der heutigen Inseln Südost-Asiens; vgl. McColl et al. 2018) eine genetisch sowie kulturell hoch diverse Landschaft prägte, und die nachfolgende Wirkung (populationsgenetischer) Prozesse, haben zum Vorliegen heute aufgrund unterschiedlicher Charakteristika unterscheidbarer Populationen geführt. Die in sich homogenen und sich über geographisch benachbarte Inseln und Archipele erstreckenden Gruppen Ozeaniens zeigen aufgrund teilweise gemeinsamer Historien sowie fortwährenden Genflusses unterschiedlich starke Affinitäten zueinander. Beispielsweise gehen Green (1963), Lum et al. (2002), Pawley & Ross (1995) sowie Wurm (1967) davon aus, daß sich die heutigen Melanesier von den Polynesiern trotz ihrer wahrscheinlich gemeinsamen Entstehungsgeschichte (Erstbesiedlung durch Menschen der Lapita-Kultur) deshalb unterscheiden, weil späterer zusätzlicher Genfluß aus *Near Oceania* (Neuguinea) besonders die Insel-Melanesier prägte.

Sowohl Untersuchungen autosomaler als auch mitochondrialer und Y-chromosomaler Daten stimmen darin überein, daß die Populationen der Inseln Südost-Asiens große genetische Ähnlichkeiten mit Populationen des heutigen südostasiatischen Festlands zeigen (z. B. Lum et al. 2002, Kayser et al. 2006, 2008a). Die Bewohner dieser weitgehend kontinentalasiatisch geprägten Regionen zeigen hingegen größere (biologische) Unterschiede zu den benachbarten Papuanern Neuguineas. Lediglich in der Grenzregion beider Gruppen, in Ost-Indonesien, zeigen die Einwohner einige mitochondriale und Y-chromosomale Affinitäten zu den asiatisch geprägten Bewohnern der westlich gelegenen indonesischen Inseln und den Papuanern der östlichen Nachbarschaft (Kayser et al. 2006, 2008a, Melton et al. 1995). In Diskriminations- und Cluster-Verfahren früherer Untersuchungen stellte sich vielmehr eine starke Vergesellschaftung der rezenten papuanischen mit den inselmelanesischen Bewohnern heraus (z. B. Friedlaender et al. 2007, 2008, Hanihara 1993, Lum et al. 2002, O'Shaughnessy et al. 1990, Pietrusewsky et al. 1990, 2008, etc.). Eine Analyse alter mtDNA mehrerer auf Palau gefundener Individuen legte jedoch auch eine mögliche Verbindung Neuguineas mit mikronesischen Populationen offen. Nach Stone (2020) sollen die im Genom der palauanischen Individuen identifizierten Marker mit eindeutig neuguineanischem Ursprung erst im

Laufe eines sekundären Genflusses nach West-Mikronesien gelangt sein, nachdem die westmikronesischen Inseln von den Inseln Südost-Asiens aus kolonisiert worden waren (vgl. Hung et al. 2011). Insgesamt deuten die genetischen und morphometrischen Analysen aber darauf hin, daß – besonders über die ostmikronesischen Inselgruppen – sekundär Migranten mit den Melanesiern (Friedlaender et al. 2008, Lum et al. 2002) und Polynesiern (Hanihara 1993, Pietrusewsky 1990) ausgetauscht wurden und so insbesondere zwischen Ost-Mikronesiern und Polynesiern eine beginnende genetische Homogenisierung erfolgte.

Trotz dieser indirekten Assoziation der Polynesier (über Mikronesien) mit den Bewohnern Melanesiens indiziert eine Vielzahl früherer Untersuchungen pazifischer Individuen keine besonders große autosomale Ähnlichkeit zwischen den Melanesiern (insbesondere den papuanischen Einwohnern Neuguineas) und Polynesiern. Vielmehr zeigte sich wiederholt eine starke Affinität polynesischer Genotypen zu den asiatisch geprägten Populationen der Inseln Südost-Asiens und Ost-Indonesiens (z. B. Kayser et al. 2008b, Parks et al. 2017, Wollstein et al. 2010, etc.). Nur gelegentlich konnten in der Vergangenheit die Analysen autosomaler Marker größere Ähnlichkeiten der Polynesier zu den Entitäten der Inseln Melanesiens als zu den Einwohnern der Inseln Südost-Asiens oder des kontinentalasiatischen Festlands nachweisen (Pugach et al. 2016). Diese Assoziation könnte nach Skoglund et al. (2016) darauf zurückzuführen sein, daß zwar die Proto-Polynesier (möglicherweise Individuen der Lapita-Kultur) und frühen Polynesier stark asiatisch geprägt waren, später jedoch über die melanesischen Inseln ein Influx papuanischer Marker-Varianten nach Melanesien stattfand, welcher die primär asiatische Signatur sekundär überdeckt haben könnte. So könnte auch erklärbar sein, weshalb beispielsweise Melton et al. (1998) in einer Analyse (autosomaler) *Alu*-Insertions-Polymorphismen die untersuchte polynesische Population in direkter Nachbarschaft zu den melanesischen sowie papuanischen Populationen einerseits und den ostindonesischen Stellvertretern andererseits geclustert vorfand. Während die autosomalen Marker also eher einen Ursprung der Polynesier im asiatischen Umfeld indizieren, zeigen mitochondriale und Y-chromosomale Marker gleichermaßen eine enge Vergesellschaftung der Polynesier mit den Insel-Melanesiern und (über sie mit) den Papuanern Neuguineas (z. B. Kayser et al. 2006, 2008a, Mirabel et al. 2012). Diese Befunde werden auch durch die tiefe Phylogenie Y-chromosomaler Haplogruppen gestützt, welche zeigte, daß ein Großteil der innerhalb des polynesischen Siedlungsgebiets vorliegenden Polymorphismen ancestral in Neuguinea entstanden sind. Andererseits clustern – wie weiter oben erwähnt wurde – die Polynesier aufgrund ähnlicher Marker-Häufigkeits-Spektren mit initial papuanisch besiedelten und damit Neuguinea nahen Populationen. Die tiefe molekulare Phylogenie der innerhalb Polynesiens vorfindbaren mtDNA-Haplogruppen indiziert jedoch eine Herkunft aus dem Um-



feld der Inseln Südost-Asiens. Aus diesem Grund weisen Kayser et al. (2006) und Melton et al. (1995) darauf hin, daß ein nicht unerheblicher Teil der Vorfahren der rezenten Polynesier aus der südostasiatischen Umgebung (z. B. Taiwan, da dort die mtDNA-Diversität der häufigsten polynesischen mitochondrialen Haplogruppe, des Polynesischen Motivs, am größten ist) eingewandert sein muß und die Polynesier so einen dichotomen Ursprung haben (vgl. Pierson et al. 2006). Klassische kranio-metrische sowie moderne geometrisch-morphometrische Analysen der pazifischen Bewohner zeigen hingegen stets größere Ähnlichkeiten der polynesischen mit asiatischen oder Asien-nahen Populationen (der Inseln Südost-Asiens) als zwischen polynesischen und melanesischen oder polynesischen und neuguineanischen Entitäten (z. B. Buck & Viðarsdóttir 2012, Pietrusewsky 2008).

Einerseits lassen sich innerhalb des geographischen Untersuchungsgebiets der vorliegenden Arbeit mehr oder minder biologisch homogen strukturierte Meta-Populationen (z. B. Inseln Südost-Asiens, Polynesien) finden, die sich von den benachbarten Gruppen abgrenzen lassen. Andererseits zeigen die Besiedlung *Remote Oceanias* durch austronesisch-sprachige Individuen, der durch frühe Europäer schriftlich überlieferte Nachweis von Kanu-Fahrten der indigenen Einwohner Polynesiens und Mikronesiens ohne europäische Hilfsmittel (Dening 1962), archäologische Befunde (z. B. Anderson 2008, Carson & Kurashina 2012, Collerson & Weisler 2007, Weisler & Kirch 1996) oder aber die ethnologische Analyse mündlich überlieferter polynesischer Traditionen (z. B. Cachola-Abad 1993, Smith 1910), daß zumindest die Siedler *Remote Oceanias* von jeher im Stande waren, weite Distanzen über den freien Pazifik zu überwinden. Daher ist von Interesse, ob über das gesamte Untersuchungsgebiet ein Zusammenhang zwischen paarweisen biologischen Distanzen untersuchter Entitäten und ihrer geographischen Entfernung (geodätischen Distanz) zueinander nachweisbar ist, welcher trotz der potentiell starken Migrations- und damit Durchmischungs-Möglichkeiten eine genetische Strukturierung der genetischen Landschaft implizieren würde. Dies gelang bereits in einigen früheren Studien (z. B. Buck & Viðarsdóttir 2012, Cox & Lahr 2006, Hunley et al. 2008, Lum et al. 1998, Terrell 2010) auf regionaler Ebene. Die so nachgewiesenen Abhängigkeiten von genetischen bzw. morphometrischen und geodätischen Distanzen sind Indizien für die Wirkung Distanz-vermittelter Isolation (*isolation by distance*; Malécot 1948, Wright 1943), welche indirekt ihrerseits auch eine Einschränkung der Migrations-Freiheit über weite Distanzen suggeriert.

Wenn – wie gemeinhin akzeptiert wird (vgl. „Stand der Forschung“, S. 3) – das ozeanische Untersuchungsgebiet durch austronesisch-sprachige Asiaten einerseits und papuanisch-sprachige Neuguineaner andererseits besiedelt wurde, welche die in Abb. 2 (S. 10) dargestellte heutige Verteilung der austronesischen und Papua-Sprachen hervorrief, kann zudem die Frage danach gestellt werden, ob die linguisti-

sche Zugehörigkeit zu einer dieser Sprachgruppen alleine (oder als zusätzlicher stratifizierender Faktor innerhalb geographischer Gruppen) einen besseren Prädiktor für die rezente biologische Strukturierung des Pazifiks darstellt, als die Geographie alleine. Bereits früh wurde versucht, eine Korrelation zwischen Allel-Häufigkeiten einzelner genetischer Marker-Gene und den Sprachgruppen Melanesiens nachzuweisen. Die Ergebnisse der Analysen verschiedener Marker erwiesen sich jedoch als nicht konsistent. Erst eine über mehrere solcher klassischer Blutgruppen-Marker gepoolte Analyse brachte genug Konfidenz, um eine Assoziation austronesischer/papuanischer Sprachen mit genetischen Clustern abzulehnen (vgl. Serjeantson et al. 1983). 2008 gelang es hingegen Friedlaender et al. auf Grundlage genomweiter Mikrosatelliten- und Insertions-Deletions-Polymorphismen, eine Relation zwischen genetischen und linguistischen Gruppen nachzuweisen. Eine Unterscheidung genetischer Cluster war allein anhand der linguistischen Stratifizierung im melanesischen Untersuchungsgebiet dabei allerdings nur grob möglich. Zwischen dem Vorkommen Y-chromosomaler Linien und der Sprachzugehörigkeit der Träger dieser Marker konnten Cox & Lahr (2006) innerhalb der Salomonen hingegen keinen Zusammenhang ausmachen. Darüber hinaus ist auch eine Stratifizierung entlang bekannter oder plausibel vorstellbarer biogeographischer Linien innerhalb des Untersuchungsgebiets denkbar (z. B. Wallace-Linie), die bislang jedoch kaum in der anthropologischen Forschung berücksichtigt wurden (z. B. Golson 1971), für welche jedoch ein großer Einfluß auf die Diversität von Flora und Fauna in der Vergangenheit nachgewiesen wurden (vgl. Camerini 1993, van Welzen et al. 2011).

Im Rahmen dieses, des ersten Teils, sollen die Grundlagen für den weiteren Aufbau der vorliegenden Arbeit geschaffen werden. Hierzu werden zunächst die verwendeten Daten vorgestellt und ihre Beschaffung, Herkunft sowie die zur weiteren Nutzung notwendige Aufbereitung erörtert. Diese Daten bilden die Grundlage zur Überprüfung, ob sich ähnliche Muster wie die von anderen Autoren anhand unterschiedlicher Daten gefundenen räumlichen und biologischen, d. h. genetischen und morphologischen, Muster nachweisen lassen. Hierfür müssen zunächst die untersuchten Entitäten in Gruppen eingeteilt werden, welche in sich homogener als zufällige Gruppierungen sind. Darüber hinaus stellt sich die Frage danach, in welcher Beziehung diese Gruppen zueinander stehen, und ob sich ganz ähnliche widersprüchliche biologische Signaturen ergeben, wie dies in der Literatur beschrieben wurde. Zuletzt soll zudem die Stärke des Zusammenhangs zwischen paarweisen biologischen und geographischen Distanzen der verwendeten Datensätze dafür genutzt werden, um Rückschlüsse auf die allgemeine Migrations-Dynamik der Bewohner der südpazifischen Inseln zu ziehen. Die so identifizierten Muster, biologischen Strukturen und Zusammenhänge dienen schließlich als

Grundwahrheit, die mit Hilfe weitergehender Analysen im zweiten und dritten Teil der vorliegenden Arbeit ergänzt und deren Genese zu erklären versucht wird.



## MATERIAL UND METHODEN

---

### 2.1 MATERIAL

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden sowohl genetische Daten der unterschiedlichen humanen Teilgenome (Autosomen, Gonosomen und Mitochondriom) als auch phänotypische Populationscharakteristika (Schädel-Morphologien) aus dem Untersuchungsgebiet (Süd-Pazifik, vgl. Abb. 1, S. 4) analysiert. Die Auswahl der Datensätze erfolgte dabei entsprechend der Problem- und Aufgabenstellung, welche primär einen Erkenntnisgewinn über die Ursachen der scheinbaren Widersprüchlichkeit dieser diversen Daten anstrebte. Dabei stammen alle im Rahmen dieser Arbeit verwendeten genetischen Daten aus früheren Publikationen und beschreiben populationsgenetische Charakteristika moderner, also rezenter, Populationen.

#### 2.1.1 *Autosomale Daten*

In Ermangelung der Verfügbarkeit genomweiter SNP- oder anderer hochauflösender autosomaler Marker-Daten aus dem Untersuchungsgebiet, wurden klassische Blutgruppen-Systeme (ABO, MNS und Rhesus) sowie HLA-Klasse I- und -Klasse II-Gene als Stellvertreter autosomaler Daten gewählt. Den verwendeten Markern ist dabei gemein, daß ihre Genprodukte phänotypisch als Antigene auf den Zelloberflächen von Erythrozyten (klassische Blutgruppen-Marker) und kernhaltigen Zellen (HLA) präsentiert werden. Sie lassen sich daher entweder über Antikörper-Tests oder Sequenzierung der entsprechenden Genabschnitte nachweisen.

##### 2.1.1.1 *Klassische Blutgruppen-Marker*

Das bekannteste System der verwendeten Blutgruppen-Marker ist das ABO-System (Landsteiner 1900), welches lediglich durch ein Gen, *ABO* (Lage auf dem Chromosom 9q34.1), codiert wird. Das *ABO*-codierende Gen kann dabei in einer von drei Varianten vorliegen, den Hauptallelgruppen *ABO*\**A*, *ABO*\**B* sowie dem Nullallel *ABO*\**O*. Die Allele *A* und *B* sind codominant und *O* ist rezessiv, so daß es aufgrund der Diploidie des Menschen vier mögliche Phänotypen gibt (*A*, *B*, *AB* und *O*; gebildet durch das Vorhandensein oder Fehlen der Kohlenhydrat-Antigene *A* und *B* auf Erythrozyten) (Yamamoto 2004). Tatsächlich lassen sich weitere Phänotypen und die sie indirekt hervorrufenden Allele nachweisen (Svensson et al. 2009), von denen *A*<sub>1</sub> und *A*<sub>2</sub> bereits in vielen physisch-anthropologischen Studien ab

der Mitte des letzten Jahrhunderts untersucht wurden. Somit wurden die durch folgende *ABO*-Allele gebildeten Phänotypen im Rahmen der vorliegenden Arbeit betrachtet:  $A_1$ ,  $A_2$ ,  $B$  und  $O$ .

Daneben stellt MNS den zweiten verwendeten klassischen Marker dar. Das MNS-System wird durch zwei nahe nebeneinander auf dem Chromosom 4 (Position 4q31) liegende und somit stark gekoppelte Gene (Mawby et al. 1981) gebildet, welche für Polypeptide von Glycophorin A und B – beides sind Membranproteine der Erythrozyten – codieren (Race & Sanger 1975): i) Das *GYPA*- oder *MN*-Gen umfaßt – wie der Name bereits vermuten läßt – lediglich zwei bekannte Allele, das ancestrale und in allen weltweiten Populationen omnipräsente *M*- und sowie das davon abgeleitete *N*-Allel (Cooling 2015). Beide Allele unterscheiden sich lediglich in 3 SNPs (Aeschlimann & Westhoff 2019). ii) Das zweite Gen *GYPB* ist im Stande eine Vielzahl von Polymorphismen hervorzurufen, wobei die Häufigsten die *S*- und *s*-Antigene sind, welche i. d. R. in den frühen populationsgenetischen Studien erfaßt wurden. Das *GYPB*\**S*- unterscheidet sich dabei vom *GYPB*\**s*-Allel lediglich in einem Nukleotid des Exons 4, 143C → T (Aeschlimann & Westhoff 2019). Als Datengrundlage für die eigenen weiteren Analysen dienten die Phänotypen-Häufigkeiten des MNS-Systems, welche aus den Allelen *GYPA*\**M*, *GYPA*\**N*, *GYPB*\**S* und *GYPB*\**s* generiert wurden. Während *M* und *N* codominant sind, stellt *s* die rezessive Form des *GYPB*-Gens dar.

Die dritten verwendeten autosomalen Marker sind Rhesus-Polymorphismen, welche durch die zwei Gene *RHD* und *RHCE* determiniert werden und für Antigene auf Erythrozyten codieren (Flegel 2007a). Beide Rhesus-Gene liegen nahe beieinander auf dem Chromosom 1 (1p34 und 1p36) und werden somit stark gekoppelt vererbt (Innan 2003). Während *RHD* das D-Polypeptid codiert, sind die Antigene C bzw. c und E bzw. e die Genprodukte des *RHCE*-Gens. Letztere werden durch alternatives Splicing des primären Transkripts des *RHCE*-Gens gebildet (Le Van Kim et al. 1992). Das *RHD*-Gen bestimmt den Rhesusfaktor, wobei Rhesus-positive Individuen Träger von D-Antigenen und somit des *D*-Allels sind. Eine Deletion in der das *RHD*-Gen flankierenden Rhesus-Box ist die häufigste Ursache dafür, daß keine D-Antigene mehr gebildet werden können (Defizienz-Allel *d*) und Rhesus-negative Geno- sowie Phänotypen entstehen (Wagner & Flegel 2000). Darüber hinaus gibt es weitere D-Varianten (z. B. partial D oder weak D), deren Unterscheidung in der vorliegenden Arbeit jedoch aufgrund uneinheitlicher Betrachtungs- und Interpretationsweisen in den verwendeten Quellen nicht erfolgte. Im Gegensatz zu *RHD* sind die durch *RHCE* gebildeten Antigene C, c, E und e lediglich durch Punktmutationen in fünf Codons, die zu fünf unterschiedlichen Aminosäuren in den codierten Polypeptiden beitragen, bedingt (Flegel 2007b). Insgesamt wurden somit sechs Marker-Varianten des Rhesus-

Systems im Rahmen der vorliegenden Arbeit betrachtet: C, c, D, d, E und e.

Die Auswahl der Daten für klassische Blutgruppen-Marker erfolgte so, daß lediglich Populationen aufgenommen wurden, für die an derselben Kohorte sowohl ABO-, MNS- als auch die Rhesus-Marker charakterisiert und Phänotypen-Häufigkeiten wiedergegeben wurden. Durch dieses Vorgehen wurde sichergestellt, daß die verwendeten Daten sowohl Referenzen für gemeinsame geographische Lokalitäten als auch für identische Generationen darstellen. Der so entstandene Datensatz umfaßt insgesamt Stichproben von 358 Populationen aus dem Untersuchungsgebiet, welche Häufigkeiten von 14 Markern (MNS- und Rhesus-Marker wurden aufgrund ihrer starken Kopplung als Haplotypen betrachtet, vgl. „Schätzung von Marker-Häufigkeiten“, S. 37) wiedergeben (Gesamtindividuenzahlen:  $N_{\text{ABO}} = 44775$ ,  $N_{\text{MNS}} = 41811$ ,  $N_{\text{Rhesus}} = 43890$ ). Einen Überblick über die geographische Herkunft der vorliegenden Stichproben, der Stichprobengrößen als auch der Sprachzugehörigkeit der beprobten Kohorten, gibt die Tabelle A.1 im Anhang (S. 293). Die Stichproben-Lokalitäten sowie die an den dort untersuchten Kollektiven identifizierten Rhesus-Haplotypen-Häufigkeiten sind in Abb. B.1 (S. 345) dargestellt.

#### 2.1.1.2 Humane Leukozyten-Antigene (HLA)

Neben Phänotypen-Häufigkeiten für die klassischen genetischen Blutgruppen-Marker, wurden Allel-Häufigkeiten der HLA-Klasse I- (*HLA-A*, *-B*, *-C*) und -Klasse II-Gene (*HLA-DPA1*, *-DPB1*, *-DQA1*, *-DQB1*, *-DRB1*) als weitere autosomale Marker aufgenommen. Die von diesen Genen gebildeten Membranproteine sind ein wichtiger Teil der Identifikation körpereigener Zellen im Rahmen der Immun-Abwehr (z. B. Ljunggren & Kärre 1990, Matsumura et al. 1992, Penman et al. 2013). Dabei bilden die HLA-Klasse I-Gene Antigene auf allen kernhaltigen Zellen (mit Ausnahme der Trophoblasten) und entsprechen den MHC-Klasse I-Komplexen (MHC: *major histocompatibility complex*) (de Bakker et al. 2006). Im Gegensatz dazu bilden die HLA-Klasse II-Gene die MHC-Klasse II-Komplexe, welche ausschließlich von Antigen-präsentierenden Zellen präsentiert (z. B. Monozyten oder Makrophagen) und von T-Helferzellen erkannt werden (Mellins et al. 1990). Der Tatsache, daß die HLA-Proteine der Klasse I zunächst auf Leukozyten aber nicht auf Erythrozyten nachgewiesen werden konnten, verdanken die HLA-Proteine ihren Namen (humane Leukozyten-Antigene) (vgl. Everett et al. 1987).

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden die mit Hilfe der nachfolgend aufgeführten Stichproben (Stichprobenzahl, Anzahl der beprobten Individuen  $N$ ) geschätzten Allel-Häufigkeiten der HLA-Klasse I- und -Klasse II-Gene verwendet: *HLA-A* (49,  $N = 12918$ ), *HLA-B* (49,  $N = 12918$ ), *HLA-C* (33,  $N = 2770$ ), *HLA-DPA1* (9,  $N = 436$ ), *HLA-DPB1* (32,  $N = 1548$ ), *HLA-DQA1* (13,  $N = 761$ ), *HLA-DQB1* (35,

N = 2586) und *HLA-DRB1* (95, N = 15336). Die individuellen geographischen Referenzen der einzelnen Stichproben sind zusammen mit der Stichprobengröße in Tab. A.2 (S. 310) wiedergegeben. Exemplarisch für die HLA-Gene wurden in Abb. B.2 (S. 347) des Anhangs die geographische Stichproben-Verteilung sowie die Häufigkeiten der wichtigsten Allele des *DRB1*-Systems innerhalb des Untersuchungsgebiets dargestellt.

### 2.1.2 Geschlechts-spezifische Marker

Um neben den zuvor beschriebenen autosomalen genetischen Markern auch die populationsgenetischen und mikroevolutiven Signaturen geschlechtsspezifischer Charakteristika innerhalb des Süd-Pazifiks zu untersuchen, für die in bisherigen Studien große Diskrepanzen gefunden wurden (vgl. „Stand der Forschung“, S. 3), wurden zusätzlich mitochondriale und Y-chromosomale Haplogruppen-Häufigkeiten als Datensätze aufgenommen.

Die mitochondriale DNA (mtDNA) wird fast ausschließlich matrilinear vererbt und stellt gegenüber X-chromosomaler DNA einen besseren Marker für die maternale Mikroevolution dar. Im Gegensatz zu lange bestehenden Dogmen, kann die mitochondriale DNA in sehr seltenen Fällen jedoch auch biparental vererbt werden (Luo et al. 2018) und rekombinieren (Bandelt et al. 2005, Perera et al. 2018). Im Gegensatz zu frühen Klassifikationen werden die mitochondrialen Haplogruppen heute nicht mehr nur über genetische Polymorphismen (SNPs sowie Deletionen und Insertionen) der mitochondrialen Kontrollregion (D-Loop) definiert, sondern über die gesamte mtDNA, um so eine höhere Haplogruppen-Auflösung zu erreichen (van Oven & Kayser 2009).

Im Gegensatz zu mtDNA-Polymorphismen stellen Y-chromosomale Haplogruppen rein paternal vererbte genetische Marker dar. Die Haplogruppen werden dabei über Polymorphismen der nicht-rekombinanten Region des Y-Chromosoms (NRY) definiert (The Y Chromosome Consortium 2002), um so mögliche maternale Einmischungen, die durch Rekombination zwischen X- und Y-Chromosomen entstehen können (Bengtsson & Goodfellow 1987), zu vermeiden. Diese nicht-rekombinante Region liegt dabei in einiger Entfernung zu den Y-chromosomalen Telomeren, welche sich im Rahmen der männlichen Meiose an die homologen Bereiche der X-Chromosomen anlagern und dabei rekombinieren können (Cooke et al. 1985).

Die so gebildeten Datensätze beinhalten Haplogruppen-Häufigkeiten von 191 mtDNA-Stichproben ( $N_{\text{mtDNA}} = 9052$ ) sowie 203 Stichproben Y-chromosomaler Haplogruppen ( $N_{\text{Y-DNA}} = 8822$ ). Die geographische Verteilung der dabei untersuchten Stichproben-Lokalitäten sowie die relativen Häufigkeiten der wichtigsten Haplogruppen innerhalb des Untersuchungsgebiets sind in den Abb. B.3 (S. 349) und B.4 (S. 351)



des Anhangs dargestellt. Eine Auflistung der wichtigsten Metadaten der untersuchten Populationen geben Tab. A.3 (S. 322) und Tab. A.4 (S. 332) wieder.

### 2.1.3 *Kraniometrische Daten*

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden zusätzlich menschliche Cranien und Calvarien (Schädel mit oder ohne vorhandenem Unterkiefer) untersucht, die Teil der anthropologischen Sammlungen der naturhistorischen Museen in Wien, London und Paris waren (einige dieser Individuen wurden mittlerweile repatriert). Die Individuen dieser Sammlungen, die in den Monaten April – Oktober 2014 besucht wurden, waren großteils erst in den vergangenen zwei Jahrhunderten erworben worden, wobei der zeitliche Schwerpunkt der Haupt-Sammelaktivitäten gegen Ende des 19. und Anfang des 20. Jahrhunderts lag. Obwohl i. d. R. keine näheren Angaben zum historischen Alter der Individuen (z. B. stratigraphische oder Radiocarbon-Datierungen) vorliegen, ist aufgrund des Erhaltungszustandes und der Beschreibungen zur Beschaffung der Individuen in den Inventarbüchern davon auszugehen, daß die meisten Individuen aus der Neuzeit stammen (Bestätigung durch mündliche Mitteilung von Frau HR ao. Univ.-Prof. Dr. Maria Teschler-Nicola, ehemalige Leiterin der Abteilung Anthropologie des Naturhistorischen Museums in Wien).

Es wurden insgesamt 1233 Individuen aufgenommen, wobei später subadulte und künstlich deformierte Schädel ausgeschlossen wurden. Der sich daraus ergebende Datensatz umfaßte somit letztlich Informationen zu 1074 Individuen.

## 2.2 METHODEN

### 2.2.1 *Schätzung von Marker-Häufigkeiten*

Einige der zuvor beschriebenen und aus verschiedenen Publikationen entnommenen Phänotypen- (klassische genetische Blutgruppen-Marker), Haplogruppen- (Y-chromosomale und mitochondriale DNA) und Allel-Häufigkeiten (HLA-Klasse I- und II-Gene) summierten sich nicht zu 1 (100 %) auf (ursächlich hierfür sind vermutlich Rundungs- und Rechenfehler der publizierenden Autoren). Diese Marker-Häufigkeiten wurden daher zunächst durch Division der Summe aller zu einer beprobten Population gehörigen Häufigkeiten auf eine Summe von 1 normiert.

Aus den so korrigierten Phänotypen-Häufigkeiten der klassischen genetischen Marker wurden schließlich die genetischen Marker-Häufigkeiten der einbezogenen Populationen geschätzt. Aufgrund des *ABO*\*O-Allels, welches phänotypisch bei den Genotypen *AO* und *BO* nicht in Erscheinung tritt, und teilweise fehlender MNS- und Rhesus-Antigen-

Testungen (z. B. wurden häufig lediglich Anti-E- aber nicht Anti-e-Antikörper zur Bestimmung des *RHCE*-assoziierten Phänotyps verwendet), konnten die genetischen Marker-Häufigkeiten nicht direkt durch Maximierung einer Likelihood-Funktion bestimmt werden. Stattdessen wurde hierfür ein EM-Algorithmus (EM: *expectation* und *maximization*; Dempster et al. 1977) angewandt, welcher vom Autor der vorliegenden Arbeit in der statistischen Programmiersprache *R* implementiert wurde und schrittweise *Maximum Likelihood*-Schätzer approximiert. Dabei werden die nicht direkt beobachtbaren und zu schätzenden Marker-Häufigkeiten (latente Variablen) mit gleichen Werten im Intervall von  $]0; 1[$  und einer Summe von 1 initialisiert. Im sog. E-Schritt werden dann zunächst unter der Annahme der Gültigkeit des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts aus den Marker-Häufigkeiten die erwartbaren absoluten Genotypen-Häufigkeiten geschätzt, die wiederum im M-Schritt dazu verwendet werden, um die Marker-Häufigkeiten zu schätzen. Nach vielfacher Wiederholung alternierender E- und M-Schritte erfolgt schließlich die Terminierung, wenn das Abbruchkriterium (Durchlaufen von 10000 Wiederholungen) erfüllt wurde.

Da die Gene des MNS- und Rhesus-Systems stark genetisch gekoppelt sind und somit häufig gemeinsam vererbt werden, wurden für beide Blutgruppen-Systeme Haplotypen- anstatt Allel-Häufigkeiten berechnet. Lediglich für das ABO-Blutgruppen-System erfolgt die Schätzung der Häufigkeiten der Allele  $A_1$ ,  $A_2$ ,  $B$  und  $O$ . Wie sich nach einer Sichtung der ABO-Allele bald zeigte, ist das  $ABO^*A_2$ -Allel im Untersuchungsgebiet kaum nachweisbar. Lediglich in zwei Populationen tritt der Phänotyp  $A_2$  mit einer Abundanz von jeweils einem Individuum (und keinem  $A_2B$ -Phänotyp) auf. Dies könnte auf einen nicht-indigenen, exogenen (z. B. europäischen) Ursprung des Allels  $A_2$  im Süd-Pazifik hindeuten. Um weitere Datensätze im Rahmen der vorliegenden Arbeit aufnehmen zu können, in denen nicht zwischen  $A_1$  und  $A_2$  unterschieden wurde, wurden die Häufigkeiten beider Allele gepoolt und im Folgenden lediglich die Häufigkeiten der Hauptallelgruppen  $A$ ,  $B$  und  $O$  verwendet.

Als Geschlechts-spezifische Marker dienten Haplogruppen-Häufigkeiten des Y-Chromosoms und mitochondrialer DNA. Solche Haplogruppen stellen zunächst jedoch lediglich kategoriale Variablen dar, die keinen Rückschluß über die tatsächliche genetische Distanz der Träger verschiedener Haplogruppen und damit über mögliche evolutive oder populationshistorische Beziehungen zwischen Populationen zulassen. Aus diesem Grund wurden die Häufigkeiten der für die unterschiedlichen Populationen vorliegenden Haplogruppen in Häufigkeiten Haplogruppen-definierender SNPs sowie Indels (Insertionen und Deletionen) transkribiert. Als Grundlage dieser Transformation dienten die unter <http://phylotree.org> (für mtDNA; van Oven & Kayser 2009, EQ4) und <http://www.phylotree.org/Y> (für Y-chromosomale

DNA; van Oven et al. 2014a, EQ5) gegebenen Klassifikationen und Haplogruppen-Phylogenien. Die so generierten Daten sollten nicht nur die Betrachtung von Ähnlichkeiten zwischen Populationen ermöglichen, sondern auch den Einbezug der durch genetische Prozesse (z. B. Mutation) hervorgerufenen Transversionen (Wechsel zwischen Haplogruppen von Nachkommen im Vergleich zu ihren Eltern; Quasi-Spezies-Betrachtung) ermöglichen.

### 2.2.2 3D-Scans menschlicher Cranien

#### 2.2.2.1 Alters- und Geschlechts-Diagnose

Der menschliche Schädel ist im Kindes- und Jugendalter noch variabel und verändert bis zum Abschluß des Körperwachstums seine Form und damit auch seine Proportionen (Bräuer 1988). Diesem Umstand ist auch die Tatsache geschuldet, daß die Diagnose des Geschlechts an infantilen oder juvenilen Cranien und Calvarien oft nicht eindeutig möglich ist. Aus diesem Grund und wegen der ungenügenden Individuenzahlen für subadulte Cranien (infans I, infans II und juvenil), um diese Altersklassen separat auszuwerten, wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit lediglich postjuvenile Individuen (der adulten, maturen und senilen Altersgruppe) betrachtet. Als besonders aussagekräftige Indikatoren für das biologische Sterbealter haben sich der Zahnstatus sowie die Obliteration der *Tabula interna* bzw. der *Sutura sagittalis* (Pfeilnaht) erwiesen (Bindl 2009, Bräuer 1988, Nemeskéri et al. 1960), welche daher in Kombination – sofern dies aufgrund des Erhaltungszustands der Individuen möglich war – zur Unterteilung der aus dem geographischen Kontext (Untersuchungsgebiet) stammenden Individuen in subadulte und postjuvenile Individuen verwendet wurden.

Darüber hinaus unterscheiden sich aber auch die Morphologien männlicher und weiblicher Menschen-Schädel. Im Rahmen komparativer Populations-Studien würde das Poolen der verwendeten Schädel-Dimensionen (z. B. Schädelmaße) über beide Geschlechter aufgrund des Sexualdimorphismus und (über die verglichenen Populationen hinweg) ungleicher Individuenzahlen zu einer Verfälschung der berechneten Populations-Statistiken führen. Um auf diesen Bias entsprechend reagieren zu können, wurden für die gefundenen postjuvenilen Individuen aus dem Untersuchungsgebiet die Geschlechter bestimmt und im Anschluß durch Berechnung einer geschlechtsspezifischen z-Transformation die Werte der entsprechenden weiblichen Schädel-Dimensionen in Mittelwert und Standardabweichung an die der männlichen Schädel-Dimensionen der gebildeten Untersuchungsgruppen angepaßt (vgl. Roseman & Weaver 2004). Hierfür wurde der von Acsádi & Ferembach (1970) eingeführte und 1979 von Ferembach et al. revidierte Bestimmungs-Schlüssel herangezogen (Bräuer 1988). Die-

ser verwendet mehrere Merkmale des Schädels (z. B. Form der *Glabella*, Größe der *Processi mastoidei*, Form und Größe des Unterkiefers), deren Aussehen, Form und Größe in die ganzzahligen Werte -2 bis +2 (mit den Kategorien „hyperfeminin“, „feminin“, „indifferent“, „maskulin“, „hypermaskulin“) transkribiert werden, und weist den einzelnen Merkmalen ein Gewicht von 1 bis 3 zu, je nachdem welche Aussagekraft hinsichtlich des biologischen Geschlechts das Schädelcharakteristikum hat. Der im Anschluß daran berechnete gewichtete Mittelwert gibt schließlich Auskunft über das wahrscheinliche biologische Geschlecht des betrachteten Individuums.

#### 2.2.2.2 Erstellung von Einzel-Aufnahmen

Von den postjuvenilen Individuen der besuchten Sammlungen (London, Paris und Wien), deren Herkunft im zuvor definierten Untersuchungsgebiet lag, wurden 3D-Scans angefertigt. Hierzu wurde der kostengünstige und im Vergleich zu anderen Scan-Systemen schnelle Streifenlicht-Scanner *SLS-2* der Firma *David Vision Systems GmbH*, Koblenz (mittlerweile *HP*) verwendet (Wert ca. 2500 €), welcher bereits im Rahmen mehrerer forensischer und biologischer Studien Anwendung fand (z. B. Secher et al. 2017, Yravedra et al. 2018). Dieser rekonstruiert die dreidimensionale Oberfläche durch die Projektion mehrerer (im verwendeten Scan-Modus „Qualität“ waren das 29) Streifenlichtmuster auf das Objekt von Interesse. Das auf dem Objekt aufgrund seiner Morphologie auftretende gekrümmte und verschobene Muster wird dann mit einer Kamera aufgenommen und die Hell-Dunkel-Übergänge von der verwendeten Software automatisch detektiert. Aus der Kenntnis über das ursprünglich projizierte und final am zu scannenden Objekt in Erscheinung tretende Streifenlichtmuster kann schließlich durch Triangulation, die Lichtmuster-Verschiebung und ihrer Krümmung die 3D-Struktur des gescannten Individuums errechnet werden.

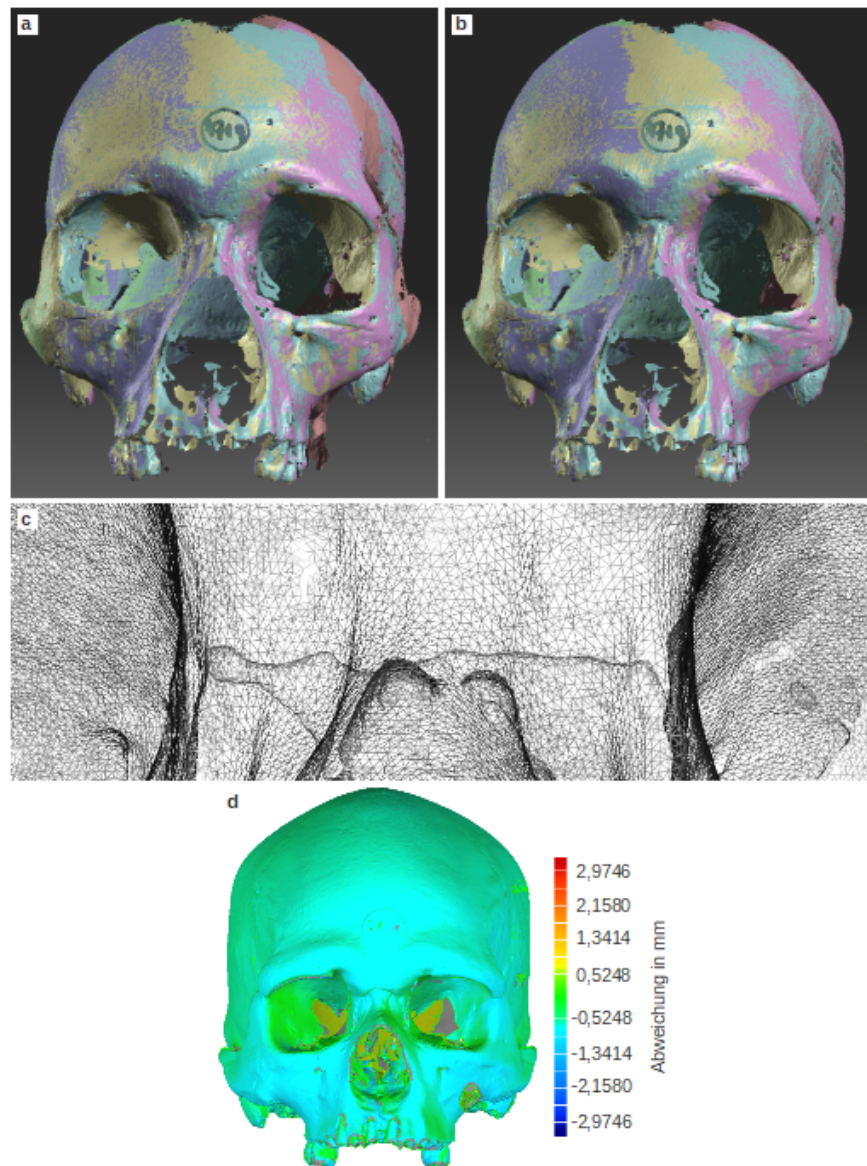
Sowohl die Kalibrierung (vor Inbetriebnahme des Scanners sowie nach jeweils fünf gescannten Schädeln), der Scan-Vorgang selbst, als auch die Nachbearbeitung der aufgenommenen Scans, erfolgten mit Hilfe der Scanner-eigenen Software (*DAVID-LASERSCANNER v3.10.4*). Im Gegensatz zu Laser-Scannern wird bei Streifenlicht-Scannern nicht das komplette Objekt auf einmal erfaßt, sondern es werden lediglich einzelne Ansichten des Objekts gescannt. Um die untersuchten Schädel vollständig zu rekonstruieren, wurden daher jeweils mindestens acht Aufnahmen in einer Scan-Ebene (Cranium auf der Schädelbasis stehend sowie auf der Seite liegend) angefertigt. Um die Individuen nach jedem Einzel-Scan nicht manuell ausrichten zu müssen, wurde ein *Arduino*-gesteuerter Drehteller mit Schrittmotor verwendet, welcher die Position der Ablage jeweils um 45° veränderte. Der Drehteller wurde dabei aus dem Gehäuse eines alten Entsafters und mit freundlicher Unterstützung von Herrn Gunter Weber gebaut. Um das Herunterfallen der gescannten Individuen vom Drehteller und

damit ihre Beschädigung während der Drehbewegung zu verhindern, wurden die Schädel gegebenenfalls mit Styropor-Keilen stabilisiert. Die Genauigkeit der so erstellten 3D-Scans liegt nach Angaben des Herstellers des SLS-2-Scanners bei ca. 0,1 % der Objektgröße.

### 2.2.2.3 Nachbearbeitung

Nach Abschluß des Scan-Vorgangs lagen pro Individuum i. d. R. 16 – bei einigen Individuen aber bis zu 96 (jeweils Vielfache von 8) – Einzelaufnahmen vor. Die Anzahl der notwendigen Scans richtete sich dabei nach der Beschaffenheit (z. B. Reflektivität der Oberfläche) und Helligkeit (beide Faktoren beeinflussen den tatsächlichen Anteil der aufgenommenen Oberfläche) der gescannten Individuen sowie ihrem Erhaltungszustand (einige wenige Individuen lagen in mehreren Bruchstücken vor). Aus diesen Scans wurden zunächst manuell mögliche Scan-Artefakte (z. B. Teile des Drehtellers oder der Wand des Raumes, in dem gescannt wurde) entfernt. Die aus den verschiedenen Ansichten der Cranien erstellten 3D-Einzel-Scans mußten letztendlich zu vollständigen Schädel-Modellen zusammengesetzt werden. Dies war der zeitaufwendigste Schritt, da die semiautomatische Registrierung benachbarter Ansichten zwar gut funktionierte, der erste und letzte Scan in einer Scan-Ebene (Individuum auf der Schädelbasis stehend und auf einem Jochbogen liegend) jedoch nur selten mit dem Ersten abschloß (vgl. Abb. 4a). Somit mußten die Einzel-Scans der normalerweise verwendeten zwei Scan-Ebenen i. d. R. mehrmals manuell feinaligniert und so „zusammengepuzzelt“ werden, so daß in dem am Ende resultierenden finalen Modell alle Einzel-Scans mit ihren benachbarten Ansichten lückenlos abschlossen (Abb. 4b). Zum Entfernen der Scan-Artefakte, Alignieren der Einzel-Scans und Erstellen des finalen Modells wurde die Software *DAVID-LASERSCANNER* v3.10.4 von *David Vision Systems GmbH* verwendet. Darüber hinaus wurden einige der in wenigen Bruchstücken vorliegenden Individuen mit Hilfe der freien Software *MeshLab* v1.3.3 (EQ3) durch Zusammensetzen an den Bruchkanten rekonstruiert. Diese Arbeitsschritte nahmen für die betrachteten 1233 pazifischen Individuen (inklusive 52 künstlich deformierter sowie weiterer juveniler Individuen, die später aus dem Untersuchungskollektiv ausgeschlossen wurden) ungefähr 2,5 Jahre in Anspruch.

Die resultierenden 3D-Scans, welche im Polygon Datei-Format (.ply) gespeichert wurden, enthalten im Mittel 625000 Vertices, die ein hochauflösendes Gitter bilden (Abb. 4c). Um die Genauigkeit der eigenen erstellten Scans zu eruieren, wurden exemplarisch drei erstellte 3D-Modelle der sich in der anthropologischen Sammlung des Naturhistorischen Museums in Paris befindlichen Schädel mit den Modellen identischer Crania verglichen, die mit einem über 50000 € teuren 3D-Scanner (*smartscan*) des Herstellers *Breuckmann* gescannt worden waren (Katz & Friess 2014). Der Vergleich wurde durch Herrn Dr.



**Abb. 4: Schwierigkeiten der Postprozessierung und Qualität der Scans**

Die Teil-Abbildungen a und b stellen die 3D-Einzel-Aufnahmen (unterschiedliche Farben) in einer Scan-Ebene dar. Dabei sollten alle Einzel-Scans mit den vorherigen und nachfolgenden Aufnahmen in der Scan-Ebene möglichst gut aligniert sein, um final ein erwartungstreues 3D-Schädel-Modell zu erhalten. Bei a ist das Alignment zwischen dem ersten und dem letzten Scan (rot und lila; rechte Seite der Abbildung) unzureichend. b: Erst durch mehrfache Registrierung aller Einzel-Scans hat sich ein qualitativ hochwertiges Alignment ergeben, welches keine Lücke zwischen benachbarten Einzel-Teilen aufweist. c: Vergrößerter Ausschnitt eines fertigen 3D-Schädel-Modells, welches das hochaufgelöste Dreiecksnetz zwischen beiden Augenhöhlen und den Ansatz des Nasenbeins (*Os nasale*) zeigt. d: Quantitativer Vergleich eines mit dem in der vorliegenden Arbeit verwendeten SLS-2 3D-Scanners der Firma *David Vision Systems GmbH* mit einem teuren Stereo-Scanner von *Breuckmann*. Die Farbe zeigt dabei die maximale Distanz eines entsprechenden Punktes auf dem Modell zum nächstgelegenen Vertex des zuvor ICP-registrierten Vergleichs-Modells an (vgl. Farbskala).

Martin Friess (Muséum National d'Histoire naturelle, Paris) durchgeführt, welcher gleichzeitig der Ersteller der Vergleichs-Modelle war. Hierfür wurden die analogen Modelle zunächst durch eine *Iterative Closest Point*-Registrierung (ICP; Besl & McKay 1992) so ausgerichtet, daß die Distanz eines beliebigen Punkts des einen Modells zum nächstgelegenen Vertex (Knotenpunkt in einem den entsprechenden Schädel repräsentierenden 3D-Dreiecksnetzes) des anderen Modells minimal wird. Die mittlere und maximale Distanz zwischen den homologen Vertices beider Modelle wurden dann als Maße der Qualität des verwendeten SLS-2 3D-Scanners von *David Vision Systems GmbH* herangezogen. Während die mittlere Distanz bei den drei verglichenen Schädel-Modellen nahe 0 lag (hohe Genauigkeit), zeigte sich eine maximale Abweichung von  $< 1$  mm (Präzision) (vgl. Abb. 4d), wenn Schädelregionen ausgeschlossen werden, die nur von einem der beiden Scanner erfaßt wurden (z. B. Teile der Innenseite des aufgenommenen Schädels). Diese maximale Abweichung über alle Regionen des menschlichen Schädels ist relativ gering und deutlich kleiner als die mittlere Abweichung klassischerweise in der physischen Anthropologie verwendeter Schädelmaße oder Landmarks (vgl. Hildebolt & Vannier 1988, Ross & Williams 2008), die von verschiedenen Beobachtern gemessen werden (*inter-observer bias*).

#### *Exkurs: Datenextraktion aus 3D-Scans*

Als Daten-Grundlage für die weitere Auswertung von 3D-Scans dienen in der physischen Anthropologie klassischerweise Landmarks sowie über diese Landmarks definierte zusätzliche Semi-Landmarks, von welchen die 3D-Koordinaten weiter analysiert werden. Dabei ist wichtig, daß die Landmarks möglichst exakt sowie in identischer Reihenfolge auf den in eine Untersuchung einbezogenen Schädel-Modellen platziert werden müssen, um so später die Punkt-Korrespondenzen eindeutig nachvollziehen und so die Variabilität und Konformationen der Landmarks auswerten zu können.

Da viele der heute klassischerweise verwendeten Landmarks über ihre Lage und räumliche Distanz zu Referenz-Ebenen (in der Anthropologie v. a. die Mittsagittal-Ebene sowie die sog. Frankfurter oder Deutsche Horizontale, Ranke 1883) definiert sind (vgl. Bräuer 1988, Howells 1973), ist die Datenextraktion erneut sehr zeitaufwendig. Aus diesem Grund wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit drei mögliche Verfahren entwickelt, welche eine automatische Extraktion von Daten aus den zuvor erstellten 3D-Schädel-Modellen ermöglichen sollten: i) automatische Identifikation klassischer Schädel-Landmarks, ii) Analyse zufällig generierter Pseudo-Landmarks und iii) Anpassung eines morphbaren Schädel-Modells. Die Entwicklung und Funktionsweise dieser Verfahren wird nachfolgend näher ausgeführt. Die final im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendeten Schädel-Daten wurden mit Hilfe des Ansatzes iii) generiert.

## AUTOMATISCHE LANDMARK-IDENTIFIKATION

**HINTERGRUND** Der Entwicklung einer Methode zur automatischen Identifikation von Landmark-Positionen auf 3D-gescannten Schädel-Modellen lag die Überlegung zugrunde, daß der Vertex eines Individuums (*Target*), welcher die kleinste euklidische Distanz zu einem Landmark auf einem anderen Schädel-Modell (*Template*) aufweist, einen guten Schätzer für die homologe Landmark-Position darstellen sollte. Die Voraussetzung hierfür ist jedoch, daß beide 3D-Modelle so ausgerichtet (syn. registriert oder aligniert) sind, daß ihre Lage zueinander möglichst homolog und so eine Punkt-Korrespondenz möglich ist.

Die Idee der automatischen Landmark-Identifikation durch Übertragen von Landmarks auf nächstgelegene Positionen eines identisch ausgerichteten Individuums ist nicht neu. Klassischerweise wird das *Target*- und *Template*-Modell dabei durch eine sog. rigide Registrierung (z. B. durch den ICP-Algorithmus) aligniert (Frantz et al. 1999, Subsol et al. 1998). Das an den *Target*-Schädel zu registrierende *Template* wird bei solchen rigiden Registrierungen lediglich rotiert, im Raum transloziert und uniform, d. h. in allen Raumachsen gleichförmig,größenskaliert. Die ursprüngliche Morphologie des *Templates* bleibt somit also erhalten.

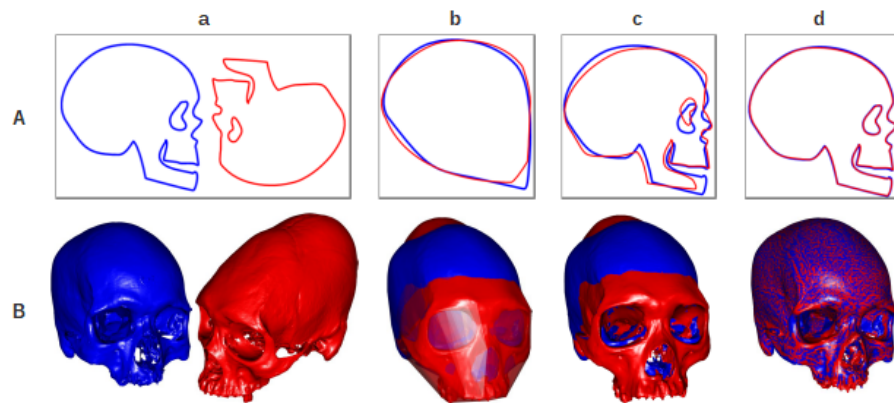
Die ersten eigenen Implementierungen in R unter der Verwendung der Pakete *mesheR*, *Morpho*, *rgl* sowie *Rvcg* und des ICP-Ansatzes zeigten schnell, daß die Schätzung einiger Landmarks mittels zuvor ICP-registrierter Modelle besonders fehleranfällig ist. Dies ist immer dann der Fall, wenn diese Landmarks in Schädel-Bereichen liegen, deren Form (z. B. Krümmung) sich zwischen den 3D-Modellen besonders stark unterscheidet. Dann muß der zum *Template*-Landmark nächstgelegene Vertex des *Targets* nicht zwangsläufig ein geeigneter Landmark-Kandidat sein. Eine Lösung dieses Problems, welche bereits in der Vergangenheit in verschiedenen Studien angewandt wurde (z. B. Bromiley et al. 2014, Cheng et al. 2012, Zhang et al. 2013, Zheng et al. 2009), ist die Verwendung von Algorithmen zur nicht-rigiden, sog. affinen, Modellierung. Um eine möglichst hohe Korrespondenz zwischen dem *Target*- und *Template*-Modell zu erreichen, wird dabei – ähnlich wie bei der rigiden Registrierung – zunächst der *Target*-Schädel durch Rotation, Translokation und uniforme Größenskalierung an das *Template* angepaßt. Zusätzlich wird das Dreiecksnetz, welches das *Target* repräsentiert, jedoch auch lokal so deformiert, daß die Summe der Distanzen aller Vertices zwischen beiden 3D-Modellen unter gegebenen Randbedingungen minimal wird.

**ERZEUGUNG HOMOLOGER 3D-MODELLE** Solche nicht-rigiden, affinen (syn. elastischen) Verfahren (z. B. Amberg-Registrierung, Thin Plate Splines, Trilineare Transformation) sind jedoch dafür bekannt,



daß sie zur Überanpassung neigen, also zwar die punktweise Distanz zwischen beiden 3D-Modellen minimieren, dabei jedoch die biologische Homologie durch sehr starke Verzerrung einzelner Schädelregionen zerstören. Dies ist besonders dann der Fall (Erfahrung aus eigenen Experimenten), wenn die repräsentierten Individuen nicht im identischen Erhaltungszustand vorliegen (z. B. wenn Teile des Gesichts-Schädels oder der Unterkiefer im *Target* fehlen, im *Template* aber präsent sind). Um ein Verfahren zu finden, welches dieses Verhalten der Überanpassung vermeidet, wurde ein Kooperationspartner gesucht, welcher letztlich durch Herrn Dr.-Ing. Markus Wittmann vermittelt und in der Abteilung für Graphische Datenverarbeitung der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg gefunden wurde. Der dortige Ansprechpartner, Herr M. Sc. Matthias Innmann, schlug die Entwicklung eines Registrations-Verfahrens vor, welches zunächst ein Grob-Alignment durch ICP und eine darauffolgende Fein-Anpassung durch das ARAP-Verfahren (Sorkine & Alexa 2007) durchführt. Die Entwicklung und Implementierung dieses Verfahrens wurde vom Lehrstuhl für Graphische Datenverarbeitung (unter der damaligen Leitung von Herrn Prof. Dr. Günther Greiner) als Masterarbeit ausgeschrieben und schließlich von Herrn M. Sc. Philipp Erhardt durchgeführt (Erhardt 2017, Innmann et al. 2017).

Der dabei entwickelte Registrations-Ansatz (vgl. Abb. 5) sieht zunächst die Grobausrichtung beider Schädel aneinander vor, wobei anstatt der Dreiecksnetze der Schädel selbst, deren konvexe Hüllen mit Hilfe des Quickhull-Algorithmus (Barber et al. 1996) berechnet und verwendet wurden. Im Anschluß daran erfolgte eine weitere rigide Registrierung durch ICP mit isotroper Skalierung auf dem *Target*-Modell selbst. Da der ICP-Algorithmus bei zu stark voneinander abweichenden initialen Posen der zu alignierenden Objekte manchmal nur ein lokales Optimum (nicht aber das globale Optimum) findet, wurden zuvor durch den Autor der vorliegenden Arbeit alle 3D-Schädel-Modelle durch eine Landmark-gestützte ICP (R-Paket *mesheR*) aneinander ausgerichtet. Hierzu wurden einige wenige Landmarks der Mediansagittalebene sowie aus den Lateralseiten der Cranien verwendet, die leicht zu identifizieren waren und damit schnell mit Hilfe der freien Software *Landmark editor* v3.6 (IDAV) gesetzt werden konnten (*Basion*, *Frontomolare orbitale*, *Lambda*, *Nasion*, *Vertex*, *Zygia*; vgl. Bräuer 1988). Um Zeit zu sparen, wurde die Landmark-Identifikation nicht sehr präzise durchgeführt, da die Landmark-gestützte ICP-Registrierung die Landmarks lediglich zur Schätzung einer initialen Pose nutzt, dann jedoch zur optimalen Ausrichtung die Dreiecksnetze selbst verwendet. Die Implementierung von Philipp Erhardt verwendete weiterhin die ARAP-Registrierung zur affinen Anpassung des *Target*-Modells an den *Template*-Schädel. Die ARAP-Registrierung (ARAP: *as rigid as possible*) wurde mit der Intention entwickelt, die lokale Struktur eines anzupassenden Objekts so gering wie möglich zu verändern, um Details



**Abb. 5: Schritte des entwickelten Registrations-Verfahrens**

Schematische (A) und realistische Darstellung (B) der Anpassung eines *Target*-Individuums (rot) an den *Template*-Schädel (blau). Auch wenn im Rahmen der vorliegenden Arbeit künstlich deformierte Individuen aus den weiteren Untersuchungen ausgeschlossen wurden, wurde in B ein künstlich deformierter *Target*-Schädel dargestellt, um zu zeigen, daß das entwickelte Verfahren selbst unter starken Abweichungen der Morphologie vom *Template* eine starke Homologie zwischen beiden Modellen generieren kann. a: Initiale Posen des *Template*- und *Target*-Modells. b: Mit Hilfe der konvexen Hüllen beider Modelle erfolgt zunächst eine rigide Grobregistrierung. c: Anschließend erfolgt eine weitere rigid-isotrope Registrierung, diesmal jedoch auf den 3D-Modellen selbst. d: Durch lokale Deformationen des *Target*-Schädel-Modells erfolgt schließlich die affine Anpassung an das *Template*. Aufgrund der starken Korrespondenz beider Modelle ist nun die Projektion der auf dem *Template* gesetzten Landmarks auf das *Target* mit geringen Schätzfehlern möglich.

des Dreiecksnetzes zu erhalten und um damit global eine intuitiv vorhersehbare Deformation zu erlangen. Hierzu erfolgt eine Untergliederung der Oberfläche des 3D-Modells in kleine, sich überlappende, Zellen, die schließlich unter gegebenen Randbedingungen so rigide wie möglich deformiert werden (Erhardt 2017, Sorkine & Alexa 2007).

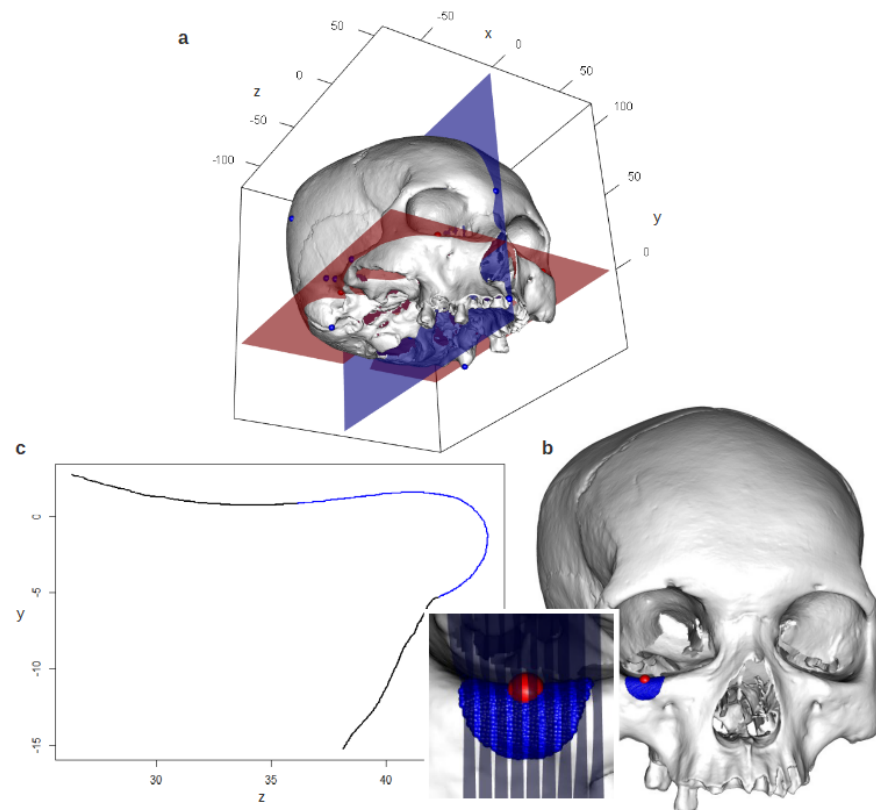
**LANDMARK-SCHÄTZUNG** Die Übertragung von 51 zuvor gewählten und vom Autor der vorliegenden Arbeit mit Hilfe des *Landmark editors* v3.6 (IDAV) auf dem *Template*-Schädel präzise gesetzten Landmarken (vgl. Tab. A.5, S. 342) erfolgte schließlich durch Projektion der *Template*-Landmark-Positionen auf das *Target*. Ein Vergleich der geschätzten Landmark-Positionen mit den zuvor auf 100 zufällig gewählten *Target*-Schädeln gesetzten Landmarken zeigte, daß 50 % aller Landmarken einen Schätzfehler (berechnet als euklidische Distanz) von < 2,8 mm und mehr als 90 % der Landmarks einen Schätzfehler (berechnet als euklidische Distanz) von < 8 mm aufweisen (vgl. Erhardt 2017, Innmann et al. 2017). Eine Analyse der größeren Schätzfehler zeigte schnell, daß diese durch mangelhaft konservierte (z. B. durch Verletzungen formveränderte) oder vollständig fehlende Schädelregionen zustande kamen. Aus diesem Grund wurden Landmarks des *Templates*, zu denen der nächstgelegene Vertex des ARAP-registrierten *Targets* mehr als 1 cm entfernt lag, als fehlend interpretiert.

**VERGLEICH VON LANDMARK-SCHÄTZFEHLERN** Um den generellen Schätzfehler des ARAP-Registrierungs-Ansatzes zu evaluieren (vgl. vorheriger Absatz) und um zu testen, für welche Landmarks sich der neu entwickelte Ansatz eignet, wurden zunächst zufällig 100 Individuen aus dem Gesamt-Schädel-Datensatz gewählt. Auf diesen Modellen wurden dann die auch automatisch geschätzten Landmarks manuell möglichst präzise mit *IDAVs Landmark editor* gesetzt (vgl. Innmann et al. 2017). Darüber hinaus wurden auch die Landmark-Positionen automatisch durch Übertragung auf durch ICP rigide registrierte Schädel-Modelle geschätzt. Die euklidische Distanz zwischen den manuell annotierten Landmarks und den Landmark-Schätzern des ARAP-Ansatzes einerseits sowie zwischen den manuell annotierten und nach rigider Registrierung übertragenen Landmarks andererseits wurden dann mit Hilfe einseitiger Kolmogorov-Smirnov-Tests verglichen, um die Hypothese zu testen, daß der ARAP-Ansatz größere oder gleich große Schätzfehler wie der herkömmliche rigide Registrierungsansatz liefert (vgl. Abb. 7a, S. 53 und Tab. A.5, S. 342). Dabei zeigte sich, daß 26 der insgesamt 51 betrachteten Landmarks auf einem Signifikanz-Niveau von  $\alpha = 0,050$  signifikant kleinere Schätzfehler beim ARAP- als beim rigiden Ansatz aufwiesen.

**OPTIMIERUNG EINZELNER LANDMARK-SCHÄTZER** Einige der Landmarken mit (nicht-)signifikanten Abweichungen wiesen noch relativ große Schätzfehler auf, z. B. die *Eurya* auf der rechten und linken Seite des Hirnschädels, welche in der geometrischen Morphometrie zur Bestimmung der größten Breite des Neurocraniums Verwendung finden. Unter ihnen sollten einige Landmarks, die in Bezug zu Referenz-Ebenen sowie über Maxima bzw. Minima verschiedener Schädelregionen definiert sind, weiter optimiert werden. Hierfür war es notwendig, diese Referenz-Ebenen, die Frankfurter Horizontalebene sowie die Mediansagittalebene, zu identifizieren. Im Anschluß daran konnten durch einfache mathematische Operationen die Landmark-Positionen ausgehend von den initialen Schätzungen verbessert werden (vgl. Aneja et al. 2015 für einen ähnlichen Ansatz zur Schätzung von Landmarks auf Mandibeln von Mäusen).

Die Mediansagittalebene stellt die Symmetrie-Ebene eines Schädels dar. Einige der im Rahmen der vorliegenden Arbeit geschätzten klassischen Landmarks liegen entweder *per definitionem* in der Mediansagittalebene (z. B. *Opisthion*, *Prosthion*, *Vertex*) selbst oder in ihrer direkten Nachbarschaft (z. B. bei den über die Schnittpunkte von Schädelnähten definierten Landmarks: z. B. *Bregma*, *Nasion*, *Lambda*); andere Landmark-Paare liegen hingegen lateralsymmetrisch um die Mediansagittalebene (z. B. *Eurya*, *Frontotemporalia*, *Zygia*). Alle betrachteten (lateral)symmetrischen Landmarks wurden dazu verwendet, um jedes Schädel-Modell so auszurichten, daß die Mediansagittalebene bei  $x = 0$  verläuft. Dies wurde mit einer Hauptkomponenten-Analyse

(*Principal Component Analysis*, kurz PCA; Wold et al. 1987) auf den 3D-Koordinaten dieser Landmarks bewerkstelligt. Die Hauptkomponente, für welche die Summe der Summen aller paarigen Landmarks sowie der Beträge der auf oder nahe der Mediansagittalebene liegenden Landmarks am geringsten von 0 abwich, wurde als neue  $x$ -Variable definiert. Durch Berechnung der Rotationsmatrix aus den initialen Landmark-Schätzern sowie ihren 3D-Koordinaten nach der Hauptkomponenten-Analyse konnten folgend alle initialen ARAP-Landmark-Schätzer sowie das Schädel-Modell selbst transformiert werden.



**Abb. 6: Schätzung und Optimierung der Referenz-Ebenen**

**a:** Jedes Modell wurde so ausgerichtet, daß die geschätzte Mediansagittalebene (blau) bei  $x = 0$  und die der Frankfurter Horizontale (rot) bei  $y = 0$  lag. Ausgehend hiervon sowie von den initialen Landmark-Schätzern der linken und rechten *Orbitalia* und *Poria* wurde die Lage der Frankfurter Horizontalebene weiter optimiert (vgl. b und c für die Optimierung der *Orbitalia*). **b:** Ausgehend vom durch das ARAP-Registrationsverfahren geschätzten rechten Orbitale (roter großer Punkt) wurden zunächst im Radius von 2 cm mögliche Kandidatenpunkte (blau) für die tatsächliche Lage des wahren rechten Augenpunkts (*Orbitale*) gewählt. Durch 100 Längsschnitte (exemplarische Darstellung im vergrößerten Ausschnitt) durch diesen Bereich (c) konnte in jedem Schnitt der Punkt auf der Kante des Augenrandes identifiziert werden, der den größten  $y$ -Wert aufwies. Unter all diesen Punkten wurde der Punkt als bester Schätzer für die Lage des wahren *Orbitale*-Landmarks gewählt, welcher am niedrigsten (kleinste  $y$ -Koordinate) lag.

Daran anschließend erfolgt die Schätzung der Lage der Frankfurter Horizontalen (syn. Ohr-Augen-Ebene). Sie ist als die Ebene definiert, welche die tiefsten Punkte der Unterränder beider Augenhöhlen (*Orbitalia*) mit den äußersten oberen Punkten der knöchernen äußeren Ohrhöhle (*Poria*) verbindet (Bräuer 1988, Cheng et al. 2012) und zur Mediansagittalebene im rechten Winkel steht. Klassischerweise wird in der Kraniaometrie zunächst die Frankfurter Horizontalebene determiniert und erst danach die auf ihr senkrecht stehende Mediansagittalebene. Da einerseits die Schätzung der Lage der Mediansagittalen bei natürlich asymmetrischen Individuen dann aber falsch sein kann und andererseits die Mächtigkeit der Punkte, über welche die Mediansagittale definiert werden kann, größer als die der Frankfurter Horizontalen ist, wurde die andere Reihenfolge der Bestimmung gewählt. Die Bestimmung der Frankfurter Horizontalebene selbst erfolgte dann mit den Koordinaten der sie definierenden Landmarks (rechter/linker *Porion*- und *Orbitalpunkt*) in einer weiteren Hauptkomponenten-Analyse, von der die  $x$ -Koordinate ausgeschlossen wurde. Die Hauptkomponente, welche die meiste Varianz erklärt, wurde als neue  $y$ -Koordinate gewählt. Nach erneuter Bestimmung der Rotationsmatrix für die betrachteten ARAP-Landmarks und das entsprechende Schädel-Modell selbst waren die Dreiecksnetze der betrachteten Individuen so ausgerichtet, daß bei  $x = 0$  die Mediansagittalebene und bei  $y = 0$  die geschätzte Frankfurter Horizontalebene liegt (vgl. Abb. 6a).

Ausgehend von der initialen Schätzung der Frankfurter Horizontalen und der sie definierenden Landmarks wurde die Lage dieser Horizontalebene weiter durch Optimierung der Landmark-Positionen verbessert. Hierfür wurden zunächst um die aus dem ARAP-Registrations-Verfahren stammenden *Poria*-Positionen (rechter und linker Ohrpunkt) im Radius von 1 cm Kandidatenvertices bestimmt. Unter diesen Kandidaten wurde der 3D-Punkt als bester Kandidat für das tatsächliche *Porion* gewählt, der am meisten lateral lag und dessen Oberflächen-Normale (Vektor, der senkrecht auf der lokalen Oberfläche steht) möglichst parallel zur  $y$ -Achse Richtung  $y \rightarrow -\infty$  läuft. Ebenso wurde um die initialen ARAP-Schätzer der Augenpunkte (rechtes und linkes *Orbitale*) mit einem Radius von 2 cm Kandidatenpunkte für die wahren *Orbitalia* gewählt. Parallel zur Mediansagittalebene wurden durch diese Bereiche anschließend je 100 „Längsschnitte“ geführt, um die Konturen der Augenhöhle im Bereich der Kandidatenpunkte weiter zu analysieren (Abb. 6b). Unter den Kandidatenpunkten eines jeden Schnittes läßt sich der Punkt, welcher auf der Kante des Augenhöhlenrandes liegt, als der Punkt mit dem größten  $y$ -Koordinatenwert identifizieren (Abb. 6c). Unter allen 100 auf dem Augenhöhlenrand liegenden Kandidatenpunkten einer Augenhöhle stellt derjenige Punkt dann den besten Schätzer für das wahre *Orbitale* dar, welcher den niedrigsten  $y$ -Wert aufweist. Mit Hilfe dieser vier Landmarks (rechtes und linkes *Orbitale* und *Porion*) wurde ein letztes Mal durch PCA

die Lage der Frankfurter Horizontalebene geschätzt und alle initialen Landmark-Schätzer sowie das entsprechende 3D-Schädel-Modell ausgerichtet. Sofern – aufgrund des schlechten Erhaltungszustands eines untersuchten Schädels – nur zwei oder weniger dieser vier Landmarken bestimmt werden konnten, wurden die Individuen entsprechend des *Templates* so ausgerichtet, daß  $x = 0$  die Mediansagittalebene und  $y = 0$  den erwartungstreuen Schätzer der Frankfurter Horizontalen darstellte.

Die im Folgenden beschriebene Optimierung von 13 weiteren Landmarks erfolgt bei lateralsymmetrischen Landmarks (.l oder .r für die linke oder rechte Landmarke) lediglich für die linke Schädelseite. Die Landmarks der rechten Schädelseite lassen sich jedoch nach der gleichen Logik (nur durch entsprechende Änderung von  $\leq$  und  $\geq$  bzw.  $\arg \min$  und  $\arg \max$ ) schätzen. Alle Landmarks wurden nach der von Bräuer (1988) gegebenen Definition optimiert.

Der erste optimierte Landmark-Punkt ist das linke *Auriculare* (au.l). Dabei handelt es sich um einen Punkt, welcher am äußeren Rand der Jochbogenwurzel oberhalb des linken *Porions* und damit senkrecht über der Mitte des *Porus acusticus externus* liegt. Dementsprechend sollte die z-Koordinate dieser Landmarke der des linken *Porions*,  $z_{po.l}$ , entsprechen. Der Auricularpunkt liegt dabei nur wenige Millimeter oberhalb des *Porions*, weshalb eine Betrachtung der Vertices eines vollständigen 3D-Schädel-Modells mit den y-Werten im Bereich von  $y_{po.l}$  bis  $y_{po.l} + 10$  mm genügen sollte. Nun muß lediglich der größte x-Wert unter den in Frage kommenden Vertices gesucht werden, wobei sich dann der Schätzer für das linke *Auriculare* wie folgt mathematisch darstellen läßt

$$au.l := \{(x, y, z) \mid \arg \max x, y_{po.l} < y \leq y_{po.l} + 10 \text{ mm}, \\ z = z_{po.l}\}$$

Das *Basion* (ba) ist als derjenige Punkt an der rostralen Umschlagkante des *Foramen magnum* (Hinterhauptsloch) definiert, welcher von der Mediansagittalebene geschnitten wird. Dementsprechend kommen als Landmark-Punkte nur Vertices mit  $x = 0$  (in der Mediansagittalebene) in Frage. Ausgehend vom initialen *Basion*-Schätzer aus dem ARAP-Verfahren können wieder durch eine Umkreis-Suche mit einem Radius von 2 cm Kandidatenpunkte **B** gesucht werden. Ihre z-Koordinaten,  $z_B$ , müssen nun lediglich minimiert werden, so daß sich das *Basion* als

$$ba := \{(x_B, y_B, z_B) \mid x = 0, \arg \min z_B\}$$

definiert.

Die *Eurya* (eu) sind – wie bereits zuvor erwähnt wurde – diejenigen Punkte an den Seitenwänden des Schädels, die am meisten lateralwärts vorragen und damit die größte Breite des Neurocraniums determinieren. Demgemäß wurde die wahre Lage des linken *Euryons* im Umkreis

des ARAP-geschätzten linken *Euryons*,  $eu.li^*$ , gesucht, nämlich unter allen Vertices  $E$ , deren euklidische Distanz zu  $eu.li^*$  kleiner oder gleich 30 mm beträgt:  $E := \{(x, y, z) \mid d((x, y, z), eu.li^*) \leq 30 \text{ mm}\}$ . Den besten Schätzer für das linke *Euryon* sollte unter diesen Kandidatenpunkten dann der Punkt mit dem größten  $x$ -Wert darstellen:

$$eu.l := \{(x_E, y_E, z_E) \mid \arg \max x_E\}$$

Der Punkt am unteren Rand des Stirnbeins, der in der Mediansagittalebene am meisten nach vorne ragt und oberhalb der *Sutura frontonasalis* (Nasenwurzel) sowie zwischen den *Arcus superciliares* gelegen ist, wird als *Glabella* ( $g$ ) bezeichnet. Entsprechend dieser Definition kommen nur die Vertices eines betrachteten 3D-Schädel-Modells in Frage, die i) in der Mediansagittalebene ( $x = 0$ ) liegen und ii) einen  $y$ -Wert haben, der größer als die  $y$ -Koordinate des *Nasions* ( $n$ ; entspricht der Nasenwurzel) ist. Als Schätzer  $y_n$  dient dabei der  $y$ -Wert des ARAP-geschätzten Landmark-Punktes ( $\hat{y}_n = y_n^*$ ). Unter den bereits eingegrenzten Koordinaten-Werten  $(x, y, z)$  entspricht der Punkt mit dem maximalen  $z$ -Wert der *Glabella*:

$$g := \{(x, y, z) \mid x = 0, y > y_n^*, \arg \max z\}$$

An den Spitzen der *Processi mastoidei* (Warzenfortsätze) stellen die am weitesten nach unten und außen vorragenden Punkte die *Mastoidealen* ( $ms$ ) dar. Das linke *Mastoideale* ( $ms.l$ ) läßt sich aufgrund der Ausrichtung der Individuen in der Frankfurter Horizontalen leicht mit Hilfe des initialen Schätzers  $ms^*$  aus dem ARAP-Registrations-Ansatz ermitteln. Hierzu werden erneut zunächst Kandidatenpunkte im Umkreis von 20 mm um  $ms^*$  ermittelt:  $M := \{(x, y, z) \mid d((x, y, z), ms.l^*) \leq 20 \text{ mm}\}$ . Unter der Annahme, daß das wahre linke *Mastoideale* in  $M$  enthalten ist ( $ms.l \in M$ ), stellt

$$ms.l := \{(x_M, y_M, z_M) \mid \arg \min y_M\}$$

den erwartungstreuen Schätzer für  $ms.l$  dar ( $\mathbb{E}(ms.l) = ms.l$ ).

Nach Bräuer (1988) wird der am meisten nach hinten vorragende Punkt des Hinterhaupts in der Mediansagittalebene als *Opisthocranium* ( $op$ ) bezeichnet. Unter allen möglichen Punkten in der Mediansagittalebene ( $x = 0$ ) ist somit das Koordinaten-Tripel  $(x = 0, y, z)$  mit dem kleinsten  $z$ -Wert der beste Kandidat für das wahre *Opisthocranium*:

$$op := \{(x, y, z) \mid x = 0, \arg \min z\}$$

Am entgegengesetzten Ende des Calvariums stellt das *Prosthion* ( $pr$ ; syn. Alveon) denjenigen Punkt am Alveolarrand der Maxilla dar, welcher in der Mediansagittalebene (normalerweise zwischen den beiden Schneidezähnen) am meisten nach vorn vorragt. Unterhalb des *Os nasale* (Nasenbein) überragt bei einigen Individuen lediglich die *Spina nasalis anterior* (der Nasendornfortsatz) weiter nach vorn als

das *Prosthion*. Bei in der Frankfurter Horizontalebene ausgerichteten Individuen liegt das *Nasospinale* (ns) knapp ober- oder unterhalb der vordersten Ausdehnung der *Spina nasalis anterior*. Um bei der Suche nach dem optimalen Landmark-Punkt des *Prosthions* den Nasendornfortsatz auszuschließen, werden daher lediglich Punkte berücksichtigt, deren  $y$ -Koordinate 2 mm unterhalb der des ARAP-Schätzers für das *Nasospinale*,  $ns^*$ , liegt. Damit ergibt sich nachfolgende Definition des *Prosthions*:

$$pr := \{(x, y, z) \mid x = 0, y < y_{ns^*} - 2 \text{ mm}, \arg \max z\}$$

Den höchsten Punkt auf einem nach der Ohr-Augen- oder Frankfurter Ebene ausgerichteten Schädel in der Mediansagittalebene ( $x = 0$ ) stellt der *Vertex* (v) dar. Seine wahre Landmark-Position kann daher durch Maximierung des  $y$ -Wertes und somit nach folgender Definition geschätzt werden:

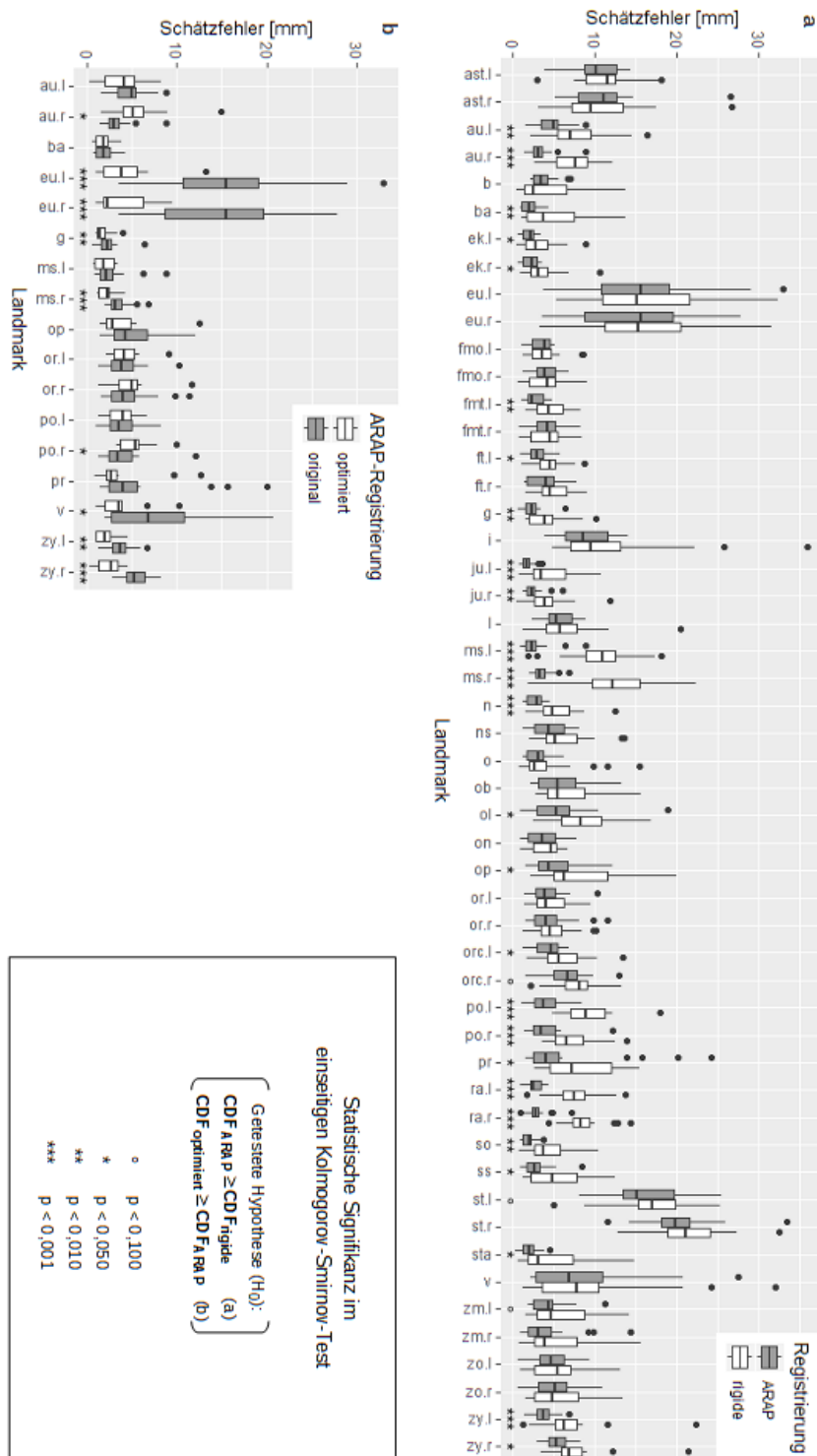
$$v := \{(x, y, z) \mid x = 0, \arg \max y\}$$

Das linke *Zygion* (zy.l) ist derjenige Punkt des in der Frankfurter Horizontalebene ausgerichteten Schädels, welcher auf dem linken Jochbogen am meisten lateralwärts liegt. Um ihn zu bestimmen, wird wieder auf Kandidatenpunkte zurückgegriffen, welche im Umkreis von 2 cm um den initialen Schätzer des linken *Zygions*,  $zy.l^*$  liegen. Mit Hilfe dieser Kandidatenpunkte,  $Z := \{(x, y, z) \mid d((x, y, z), zy.l^*) \leq 2 \text{ cm}\}$ , ergibt sich der Schätzer von  $zy.l$  als

$$zy.l := \{(x_z, y_z, z_z) \mid \arg \max x_z\}.$$

Im Anschluß an die Optimierung dieser 13 Landmarks wurden – ähnlich wie beim Vergleich der rigide- und ARAP-registrierten Landmarks mit manuell Gesetzten – einseitige Kolmogorov-Smirnov-Tests angewandt, um zu Testen, welche ARAP-registrierten Landmarks anhand der angestrebten Optimierung weiter (im Vergleich zu manuell annotierten Landmarken) verbessert werden konnten. Die aus diesen Testungen der Landmarks derselben 100 Individuen wie zuvor (vgl. S. 46) resultierten  $p$ -Werte sind in Tab. A.5 (S. 342) angegeben sowie ihre statistische Signifikanz in Abb. 7b dargestellt. Neun der 17 Schädelpunkte (inklusive der zur Determination der Referenz-Ebenen verwendeten *Orbitalia* und *Poria*) zeigten nach der Optimierung eine signifikant kleinere Fehler-Verteilung auf dem 5 %-Signifikanz-Niveau. Im Mittel wiesen die optimierten Landmarks einen Fehler von 3,524 mm (und einen Median von 2,842 mm) auf. Die entwickelte Methode (Übertragen von Landmarks eines *Templates* auf zuvor ARAP-registrierte *Targets* sowie nachfolgende Optimierung von Landmarks) scheint somit für anthropologische Studien geeignet zu sein und qualitativ ausreichend hochwertige Schätzer für Landmark-Positionen zu finden. Durch weitere Operationen könnten auch nicht direkt über die





**Abb. 7: Schätzfehler der untersuchten Landmark-Positionen**

**a:** Vergleich der Schätzfehler des neu entwickelten Ansatzes zur automatischen Identifikation von Landmarks mit der Übertragung der Landmark-Positionen nach rigider ICP-Registrierung. **b:** Vergleich der Schätzfehler optimierter mit nicht-optimierten Landmarks. Um signifikante Unterschiede für einzelne Landmarks festzustellen, wurden die relativen Lagepositionen der kumulativen Verteilungsfunktionen (CDFs) der jeweils dargestellten Gruppen in Kolmogorov-Smirnov-Tests verglichen. Die dabei erhaltenen statistischen Signifikanzen sind entsprechend eingezeichnet (vgl. Legende).

beiden betrachteten Referenz-Ebenen (Mediansagittale und Frankfurter Horizontale) definierte Landmarks weiter optimiert und somit ein entsprechend großer Datensatz auswertbarer Schädelpunkte identifiziert werden.

#### ANALYSE VON PSEUDO-LANDMARKS

**HINTERGRUND** Im Sommer 2016 (und somit noch vor der Entwicklung des affinen ARAP-Registrations-Ansatzes im Rahmen von Herrn Philipp Erhardts Masterarbeit) traf der Autor der vorliegenden Arbeit auf einer Sommerakademie Herrn Dr. Dr. Franz Király (ehemals Department of Statistical Science, University College London, UCL, und Mitglied des Londoner Alan-Turing-Instituts). Aus einem Gespräch mit ihm über mögliche Ansätze zur automatischen und damit zeitsparenden Generierung von Daten aus 3D-Schädel-Modellen entwickelte sich die Idee der Analyse zufällig auf den Dreiecksnetzen gesetzter Pseudo-Landmarks. Dabei sollten die Landmarks dazu genutzt werden, um zwischen ihnen euklidische Distanzen und somit für die einzelnen 3D-Modelle charakteristische Distanz-Verteilungen zu berechnen, welche die Individuen repräsentieren. Sie sollten dann mit Hilfe von Kolmogorov-Smirnov-Tests verglichen und so Rückschlüsse über die Ähnlichkeiten oder Unterschiede zwischen Schädel-Populationen gezogen werden.

Dank der freundlichen Einladung von Herrn Franz Király nach London, wurde diese Idee im Juni 2017 gemeinsam am UCL und dem Alan-Turing-Institut bearbeitet. Der Autor der vorliegenden Arbeit hatte hierfür bereits vorab die benötigten Daten vorbereitet (Setzen von potentiell 1000 Pseudo-Landmarks auf allen Individuen, Berechnung der paarweisen Distanzen zwischen diesen Landmarks, Durchführung von Kolmogorov-Smirnov-Tests und Aufnahme der erhaltenen p-Werte und Teststatistiken). Leider zeigte sich jedoch bereits früh, daß die Idee des Vergleichs der Schädel-inhärenten Distanz-Verteilungen nicht zielführend war, da sie sich nur für wenige Individuen statistisch signifikant unterschieden. Der Grund hierfür liegt darin, daß sich die Verteilungen lediglich in den Rändern voneinander unterscheiden. Die vom Kolmogorov-Smirnov-Test verwendete Teststatistik entspricht jedoch der maximalen Distanz zwischen den verglichenen empirischen Verteilungsfunktionen, die i. d. R. in einiger Entfernung von den Rändern der Verteilungen erwartbar ist. Der Kolmogorov-Smirnov-Test ist daher wenig sensitiv für Unterschiede in den Rändern (Bryson 1974).

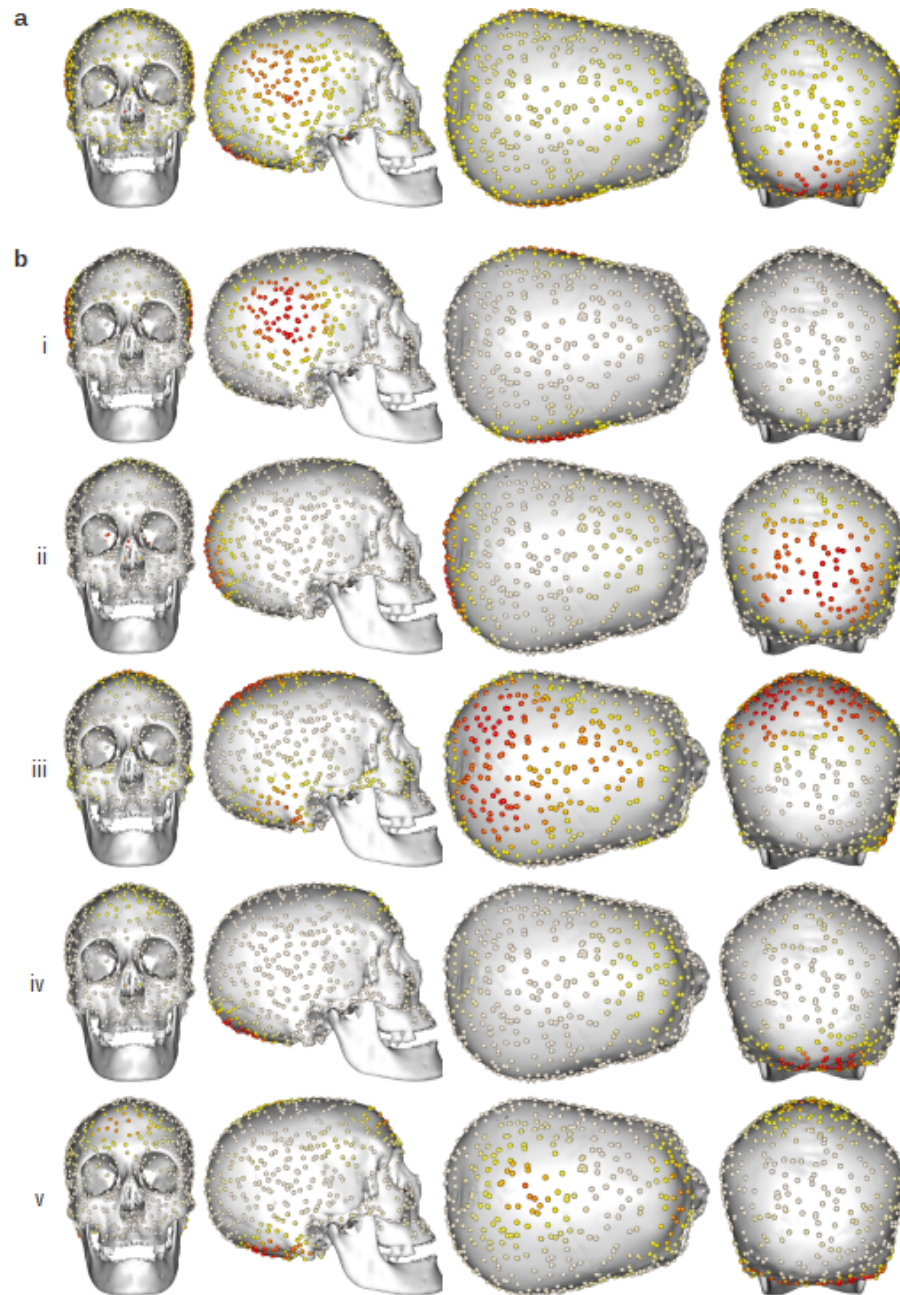
Mit Hilfe der aus den 3D-Koordinaten der Pseudo-Landmarks gebildeten Daten-Matrix erfolgte stattdessen eine Singulärwertzerlegung. Die dabei erhaltenen Singulärwerte wurden dazu benutzt, um mit Hilfe verschiedener Verfahren des maschinellen Lernens die geographische Herkunft der untersuchten Individuen vorherzusagen. Die dabei verwendete Kernel-Methode wurde später im Rahmen der vor-

liegenden Arbeit für die final verwendeten morphometrischen Schädel- sowie genetischen Daten adaptiert (vgl. „Kernel-Methoden“, S. 68). Darüber hinaus wurde mit Hilfe der Pseudo-Landmarks jedoch auch die Varianz und Kovarianz verschiedener Regionen der pazifischen Individuen untersucht. Die dabei gewonnenen Erkenntnisse waren mitverantwortlich für die Entwicklung des dritten Verfahrens zur Datenextraktion aus 3D-Schädelmodellen, der Analyse von Schädeln über ein morphbares Schädel-Modell (vgl. „Morphbares Schädel-Modell“, S. 57).

**GENERIERUNG VON PSEUDO-LANDMARKS** Anstatt auf allen Individuen zufällig 1000 Pseudo-Landmarks zu setzen, wurden im Rahmen dieser Analyse die verwendeten Pseudo-Landmarks zunächst zufällig (durch Ziehen von 1000 Vertices) für ein bestimmtes 3D-Modell gesetzt und diese wieder auf die nächstgelegenen Vertices aller anderen zuvor isotrop-skalierten und ICP-registrierten 3D-Modelle übertragen. Als *Template* diente dabei ein vollständig erhaltenes Calvarium (Schädel ohne Unterkiefer), da nicht für alle gescannten Individuen Unterkiefer präsent waren. Der Grund für das Übertragen der zuvor zufällig gesetzten Pseudo-Landmarks anstatt der zufälligen Generierung auf jedem Individuum lag darin, daß Individuen in unterschiedlichem Erhaltungszustand vorlagen und damit sichergestellt werden mußte, daß die initial zur Schätzung der Schädelinhärenten Distanz-Verteilungen genutzten Landmarks homolog waren. Somit konnte beim paarweisen Vergleich der Distanz-Verteilungen mittels Kolmogorov-Smirnov-Test auf Schädel-Regionen mit fehlenden Pseudo-Landmarks reagiert und dementsprechend nur die durch homologe Pseudo-Landmarks definierten Distanzen betrachtet werden. Wurde eine minimale Distanz zwischen einem Landmark des *Templates* und dem nächstgelegenen Vertex des *Targets* von  $\geq 2$  cm detektiert, so wurde die entsprechenden Pseudo-Landmarke als fehlend interpretiert.

**ANALYSE VON VARIANZ UND KOVARIANZ DER PSEUDO-LANDMARKS** Entsprechend der Übertragung der auf dem *Template* gesetzten Pseudo-Landmarks auf die im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersuchten Cranien nach erfolgter rigider ICP-Registrierung mit isotroper Skalierung, sind die homologen Landmarks der verschiedenen Individuen bestimmbar. Somit konnten für jede einzelne homologe Landmarke sowohl die Varianz (normierte Abweichung vom Lage-Erwartungswert) als auch über alle Pseudo-Landmarks die Kovariationen entlang der Hauptvariationsachsen berechnet werden. Die Varianz sowie die Kovarianz für die ersten fünf Hauptvariationsachsen sind in Abb. 8 dargestellt.

Dabei ist ersichtlich, daß zum einen die verschiedenen Schädel-Regionen unterschiedlich stark in ihrer Ausprägung variieren. Beson-



**Abb. 8: Varianz und Kovarianz von Schädel-Regionen**

Die dargestellten Varianzen und Kovarianzen sind farblich von nicht vorhanden (0; weiß) bis stark (rot) codiert. **a:** Variation der nach rigider Registrierung und uniformer Skalierung übertragenen Pseudo-Landmarks. **b:** Quadrierte Kovarianzen der verwendeten Pseudo-Landmarks entlang der ersten (i), zweiten (ii), dritten (iii), vierten (iv) und fünften (v) Hauptvariationsachse. Dabei kovariieren nicht nur lateralsymmetrische sondern auch zueinander nicht-symmetrische Schädel-Regionen, wie beispielsweise in iii oder v sichtbar wird.

ders hohe Varianzen zeigen sich dabei in den Bereichen der lateralen Seiten des Neurocraniums sowie des *Os occipitale* (Hinterhauptsbein). Da die Varianz über den gesamten Datensatz und somit über beide Geschlechter berechnet wurde, lag der Verdacht nahe, daß diese Bereiche mit besonders hoher Varianz auf Geschlechts-Unterschiede zurückzuführen sind. Die Wiederholung der Berechnungen für beide Geschlechter separat zeigte jedoch weiterhin die höchste Variation in diesen Regionen bei beiden Geschlechtern. Des Weiteren zeigt die Darstellung der Kovarianzen entlang der ersten Hauptvariationsachsen, daß auch nicht zusammenhängende und zueinander spiegelsymmetrische Bereiche des Schädels miteinander (positiv oder negativ) kovariieren können (vgl. den hinteren Teil des Scheitelbeins und die lateralen Ansätze der *Processi mastoidei*, iii, oder das *Occiput* und den Bereich der größten Höhe des *Os parietale*, v, in Abb. 8b).

#### MORPHBARES SCHÄDEL-MODELL

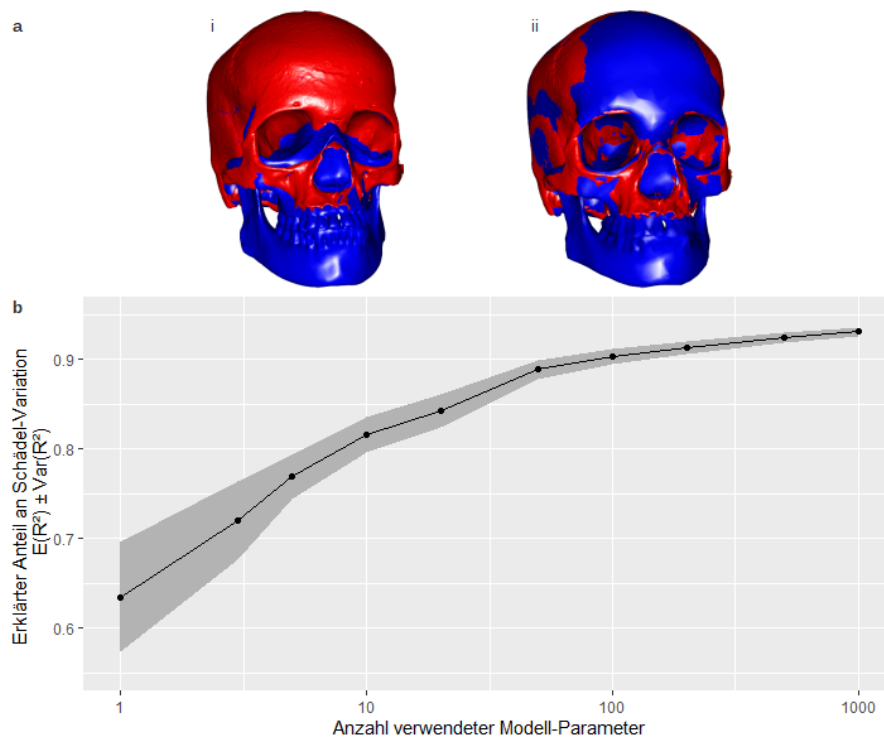
**HINTERGRUND** Wie bereits zuvor erwähnt wurde, werden in der physischen Anthropologie – und geometrischen Morphometrie im Allgemeinen – die untersuchten Formen über sie repräsentierende Landmarks untersucht. Dabei werden i. d. R. maximal nur wenige 100 Landmarks analysiert (vgl. Buck & Viðarsdóttir 2012, Friess 2010, Galland & Friess 2016, Perez 2007). Große Dreiecksnetze, wie sie im Rahmen der vorliegenden Arbeit als 3D-Schädel-Modelle Verwendung fanden, umfassen jedoch viele Hunderttausende Vertices (bei den hier verwendeten Schädel-Modellen im Mittel etwa 625000, maximal jedoch bis zu mehr als 1000000). Die 3D-Koordinaten verwendeter Landmarks können daher nur einen geringen Teil der Gesamt-Varianz eines betrachteten 3D-Modells und somit des zugehörigen Individuums beschreiben. Wie im vorherigen Kapitel gezeigt wurde, können neben diesem Informationsverlust auch noch einige dieser Landmarks gemeinsam variieren und somit redundante Daten liefern. Ihre Analyse kann das Ergebnis weiterer Untersuchungen verfälschen. Ähnlich verhält es sich mit der unterschiedlich großen Varianz verschiedener Schädel-Regionen. Dabei bleibt unklar, ob und in welchem Maße die beobachtete Varianz genetisch bedingt ist oder lediglich genetisch-indeterminierter phänotypischer Plastizität unterliegt, und damit auch, wie phylogenetisch informativ die Landmarks der einzelnen Regionen sind.

Aus diesem Grund wurde weiterhin nach einer Methode gesucht, welche diese Probleme umgehen kann. Zu dieser Zeit erhielt der Autor der vorliegenden Arbeit eine weitere Kooperationsanfrage von Herrn M. Sc. Matthias Innmann (Abteilung für Graphische Datenverarbeitung, Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg) für die Betreuung einer Bachelor-Arbeit mit dem Ziel, ein morphbares Schädel-Modell zu erstellen. Bei solchen morphbaren Modellen (*mor-*

*phable models*) handelt es sich im Allgemeinen um kontinuierliche Parametrisierungen, welche anhand gegebener Modell-Parameter eine dreidimensionale Form nachbilden können (Blaiz & Vetter 1999). Im konkreten Fall sollte also ein dreidimensionales morphbares Schädel-Modell generiert werden, welches – durch Veränderung von Parametern – formvariabel ist. Diese Kooperation wurde unter der Bedingung angenommen, daß neben der Generierung des morphbaren Schädel-Modells selbst auch die Implementierung der Schätzung der Parameter erfolgt, welche zur bestmöglichen Nachbildung der Form eines *Target*-Schädels nötig sind. Diese Parameter sollten dazu verwendet werden, um möglichst unkorrelierte Maße der Morphologie der untersuchten Cranien zu erhalten. Die Bachelor-Arbeit wurde somit ausgeschrieben und an Herrn Henrik Willer, B. Sc., vergeben (Willer 2018).

**GENERIERUNG DES SCHÄDEL-MODELLS** Den Ausgangspunkt für die Erstellung des morphbaren 3D-Modells bilden erneut verschiedene, möglichst vollständig erhaltene *Target*-Schädel, welche mit Hilfe des von Herrn Philipp Erhardt entwickelten ARAP-Registrations-Verfahrens an einen ebenso vollständig erhaltenen *Template*-Schädel angepaßt wurden. Die affine, nicht-rigide Anpassung dient dabei allerdings nicht der Übertragung homologer Landmarks, sondern wird hier dazu benötigt, um Korrespondenzen zwischen allen Vertices des *Templates* zu den Vertices der ursprünglichen, d. h. nicht-deformierten *Target*-Dreiecksnetze zu identifizieren. Auf diese Weise können die Punkt-zu-Punkt-Differenzen in den drei Raumkoordinaten der *Target*-Vertices zu den homologen *Template*-Vertices berechnet und in einer Matrix zusammengefaßt werden.

Auf dieser Differenzen-Matrix wird im Anschluß eine Hauptkomponenten-Analyse (basierend auf einer Singulärwertzerlegung) angewandt, bei der aus den  $n$  Variablen der ursprünglichen Daten insgesamt wieder  $n$  Linearkombinationen dieser Variablen (syn. Hauptkomponenten) so gebildet werden, daß sie in aufsteigender Reihenfolge einen immer kleiner werdenden Anteil an der Gesamt-Varianz der Daten erklären (Wold et al. 1987). Ziel ist es dabei anhand weniger ( $k$ ) Hauptkomponenten ( $k \ll n$ ) einen möglichst großen Anteil der Schädel-Varianz zu erklären und so durch alleinige Betrachtung weniger Dimensionen dennoch Rückschlüsse auf die Struktur der Daten ziehen zu können. Unter der Kenntnis der Koeffizienten der dabei verwendeten  $k$  Linearkombinationen (syn. Ladungen der Hauptkomponenten) sowie gegebenen numerischen Hauptkomponenten-Ausprägungen, läßt sich umgekehrt aber auch eine entsprechende 3D-Schädel-Morphologie rekonstruieren (Prinzip der Funktionsweise des morphbaren Modells). Morphbare Modelle können somit als umgedrehte Hauptkomponenten-Analysen (bestmögliche Rekonstruktion



**Abb. 9: Güte der Anpassung des morphbaren Modells an *Target*-Individuen**

**a:** Anpassung des morphbaren Modells (blau) an einen *Target*-Schädel (rot) vor dem bestmöglichen Fit mit 1000 Modell-Parametern (i) und danach (ii). **b:** Zusammenhang zwischen dem mittleren erklärten Anteil an der Gesamt-Varianz möglicher Schädel-Morphologien in Abhängigkeit von der Anzahl der verwendeten Modell-Parameter. Berechnet wurde dieser Anteil als Determinationskoeffizient ( $R^2$ ) für die ersten 1, 3, 5, 10, 20, 50, 100, 200, 500 sowie 1000 Modell-Parameter.

der originalen Daten unter Kenntnis der allgemeinen Datenstruktur aus wenigen Hauptkomponenten-Werten) verstanden werden.

**PARAMETER-OPTIMIERUNG** Neben der eigentlichen Herstellung des morphbaren Schädel-Modells, wurde zudem ein iteratives Verfahren zur Schätzung der Hauptkomponenten-Werte implementiert, die zur bestmöglichen Anpassung des Modells (vgl. Abb. 9a) an ein beliebiges Schädel-Modell notwendig sind. Die Werte werden dabei schrittweise mit Hilfe des Verfahrens konjugierter Gradienten (Blanz & Vetter 2003) optimiert, so daß das generierte morphbare Modell einen *Least Squares*-Schätzer für das anzupassende 3D-Dreiecksnetz darstellt (d. h., daß die Summe der quadrierten Punkt-zu-Punkt-Distanzen zwischen dem morphbaren Modell und dem nachzubildenden Schädel minimiert werden).

**LEISTUNGSFÄHIGKEIT** Das Ergebnis der Bachelor-Arbeit von Herrn Willer war ein in C++ geschriebenes Computerprogramm. Mit ihm lassen sich sowohl morphbare Modelle erstellen als auch die zur Nachbildung eines beliebigen 3D-Schädel-Modells geeigneten Modell-

Parameter (Hauptkomponenten-Werte) schätzen. Da diese Software über die Konsole steuerbar ist, konnte der Autor der vorliegenden Arbeit sie direkt über Kommandozeilen aus der *R*-Umgebung heraus steuern. Um den Anteil der zur Beschreibung der morphologischen Varianz am gesamten Schädel-Kollektiv in Abhängigkeit von der Anzahl der verwendeten Parameter abschätzen zu können, wurde das morphbare Modell zunächst mit den 1, 3, 5, 10, 20, 50, 100, 200, 500 und 1000 ersten Modell-Parametern an 100 zufällig ausgewählte 3D-Schädel-Modelle angepaßt. Die dabei erhaltenen gemorphten Schädel-Modelle wurden – ebenso wie das nicht-angepaßte morphbare Modell und das Modell des verglichenen Craniums – dazu verwendet, um diesen Anteil als Determinationskoeffizient nach folgender Formel zu berechnen:

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^N (||X_i, M_i^*||_2)^2}{\sum_{i=1}^N (||X_i, M_i||_2)^2}$$

mit

- $N$  Anzahl der Vertices im morphbaren Modell (exklusive der des Unterkiefers)
- $X_i$  zu Vertex  $i$  des morphbaren Modells nächstgelegener Vertex des betrachteten Schädel-Modells
- $M_i$   $i$ -ter Vertex des morphbaren Modells
- $M_i^*$  Vertex  $i$  des angepaßten morphbaren Modells

Der dabei beobachtete Zusammenhang zwischen der Anzahl der zur Anpassung verwendeten Modell-Parameter und der Anpassungs-Güte, welche den Anteil der durch das morphbare Modell erklärten Varianz an der Gesamt-Varianz angibt, ist in Abb. 9b dargestellt. Der erste Parameter genügt dabei bereits, um im Mittel über 60 % der Gesamt-Varianz der Schädel-Morphologie zu erklären. Der Anteil steigt bei Verwendung der ersten fünf Hauptkomponenten bereits auf über 75 % und bei den ersten 50 Modell-Parametern sind es im Durchschnitt bereits nahezu 90 %. Mit 1000 eindimensionalen Modell-Parametern lassen sich sogar über 93 % der Gesamt-Varianz der (durchschnittlich) 625000 dreidimensionalen (oder  $3 \times 625000 = 1875000$  eindimensionalen) Datenpunkte der erstellten 3D-Schädel-Modelle erklären.

Daraus läßt sich ersehen, daß (im Vergleich zur Anzahl der Vertices eines Modells) bereits wenige eindimensionale Maße zur Beschreibung eines Großteils der phänotypischen Variation genügen. Die Implementierung des Verfahrens zur Anpassung beliebiger Individuen mit Hilfe des morphbaren Modells scheint somit erfolgreich zu sein, so daß anstatt einiger weniger dreidimensionaler Landmarken auch die zum besten Fit geschätzten Parameter-Werte als niedrig-dimensionale Charakteristika zur Beschreibung einer Schädel-Morphologie dienen



können. Da zudem die höheren Hauptkomponenten, welche nur noch einen geringen Anteil an der Gesamt-Varianz erklären, i. d. R. als wenig aussagekräftig und informativ erachtet werden (vgl. Ringnér 2008, Uyeda et al. 2015), wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit die 1000 ersten Parameter-Werte des morphbaren Modells nach Anpassung an die Individuen verwendet, um mit ihnen die phänotypische Diversität der Individuen des Untersuchungsgebiets zu analysieren.

### 2.2.3 Geographische Referenzierung

Um die untersuchten Populationen in ihren ortsbezogenen Kontext einordnen zu können, erfolgte eine geographische Referenzierung durch Bestimmen ungefährender zugehöriger Breiten- (Latitude) und Längen-Grade (Longitude). Hierfür wurden entweder die von den Untersuchern der eruierten Stichproben gemachten Angaben selbst verwendet oder – entsprechend der Präsentation geographischer Angaben – der Ortsname, die Ortsbeschreibung oder der Eintrag in einer veröffentlichten Karte verwendet, welche Auskunft über die Stichproben-Herkunft gaben. Die Bestimmung der untersuchten Cranien erfolgte hingegen ausschließlich mit Hilfe der in Inventarbüchern oder auf den Individuen selbst verzeichneten Herkunftsorten. Dabei wurde auf [Google Maps](https://tools.wmflabs.org/geohack) (EQ6), <https://tools.wmflabs.org/geohack> (EQ7) oder <https://geographic.org> (EQ8) zurückgegriffen. Die so identifizierten Längen- und Breiten-Grade sind in den Tabellen A.1 (S. 293), A.2 (S. 310), A.3 (S. 322) und A.4 (S. 332) des Anhangs bzw. in den entsprechenden Dateien (#01 – #05) des dieser Arbeit beigefügten elektronischen Anhangs wiedergegeben.

### 2.2.4 Populations-Strukturen und Stratifizierung

Zur Daten-basierten Einteilung der untersuchten Stichproben und Individuen in genetisch möglichst homogene und geographisch zusammenhängende Cluster, wurde zunächst ein hierarchischer Baum mit Hilfe des *Complete Linkage*-Verfahrens (Dawyndt et al. 2005, Sneath & Sokal 1973) und auf Grundlage der Marker-Häufigkeiten der untersuchten Populationen agglomerativ erstellt. Die Einteilung in die Cluster erfolgte dann durch Zerschneiden des Baums senkrecht zu seinen Ästen, so daß  $k$  Gruppen vorlagen. Je größer  $k$  ( $\leq$  Anzahl untersuchter Objekte) dabei gewählt wird, umso homogener werden die identifizierten Cluster einerseits. Andererseits sollte eine Überanpassung möglichst vermieden werden. Aus diesem Grund wurde der optimale Parameter-Wert  $k$ , welcher den vermeintlich besten Kompromiss zwischen Überanpassung und Homogenität darstellt, für jeden der drei verwendeten Datensätze (klassische Marker, mitochondriale SNP- und Y-chromosomale SNP-Daten) vorab mit Hilfe des Silhouetten-Verfahrens (Lovmar et al. 2005, Rousseeuw 1987; implementiert im

*R*-Paket *factoextra*) determiniert. Dieses Verfahren vergleicht für vorgegebene Gruppen-Zahlen  $k$  die Distanzen eines Objekts in jedem Cluster zum entsprechenden eigenen und nächstgelegenen Cluster. Auf diese Weise läßt sich die Güte der Cluster-Zuteilung, und ob diese weiter optimiert werden kann, eruieren. (Aufgrund unvollständiger Datensätze über alle HLA-Gene hinweg wurden hierfür lediglich die klassischen Blutgruppen-Marker als Stellvertreter autosomaler Daten verwendet.)

Die sich aus dem hierarchischen Cluster-Ansatz ergebenden  $k$  Gruppen bilden geographisch relativ homogene Cluster, die lediglich an den Gruppen-Rändern leicht diffuse Zuteilungen aufweisen. Um die Gruppen geographisch besser umgrenzen und so genauer definieren zu können, erfolgte anschließend eine erneute hierarchische Clustierung, diesmal jedoch mit geographischen *Constraints* (Chavent et al. 2018). Hierfür wurde das *R*-Paket *ClustGeo* verwendet, mit welchem zunächst auf Grundlage der Distanz-Matrix der genetischen Datensätze sowie der geodätischen Distanzen auf dem WGS84-Ellipsoiden (Berechnung nach Vincenty 1975) ein Misch-Parameter geschätzt wurde, welcher den Anteil der Wichtigkeit der geographischen Distanzen einzelner Populationen zueinander im Vergleich zu den genetischen Distanzen angibt. Er wurde jeweils so gewählt, daß der Verlust an genetischer Cluster-Homogenität möglichst gering bei möglichst hoher geographischer Homogenitäts-Zunahme ist (vgl. Chavent et al. 2018). Die auf diese Weise für die drei Datensätze bestimmten Cluster wurden anschließend dazu verwendet, um geographisch über alle genetischen Daten möglichst homogene geographische Gruppen zu definieren, d. h. das Untersuchungsgebiet wurde manuell so unterteilt, daß die untersuchten Entitäten möglichst zu jeweils einem autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Cluster gehörten (vgl. Abb. 12a, S. 76).

Darüber hinaus erfolgte eine weitere feinere Einteilung in Kleingruppen, die sich im Wesentlichen an heutigen geopolitischen Grenzen orientiert, und in Sprachgruppen (austronesisch vs. papuanisch, vgl. Abb. 2, S. 10), die entsprechend der Angaben zu den untersuchten Stichproben in den jeweiligen Publikationen (sofern verfügbar) oder ihrer Herkunft (sofern die Sprachzugehörigkeit eindeutig identifizierbar war) zugeordnet wurden. Welche Entität dabei welchem Cluster zugeordnet wurde, ist in den Tabellen A.1 (S. 293), A.2 (S. 310), A.3 (S. 322), und A.4 (S. 332) des Anhangs (für die genetischen Daten) bzw. in der entsprechenden Datei (#01 – #05) auf dem elektronischen Datenträger für die Cranien angegeben.

### 2.2.5 Test auf Gruppen-Homogenität und Gruppen-Unterschiede

Um zu eruieren, ob die so gebildeten Gruppen tatsächlich homogenere Entitäten clustern als andere Einteilungen bilden, und so tatsächliche

Populations-Strukturen wiedergeben, wurden Randomisierungs-Tests auf den betrachteten Marker-Daten selbst als Alternative zur Analyse der molekularen Varianz (AMOVA, Excoffier et al. 1992) oder Varianzanalyse (ANOVA, für morphometrische Daten) durchgeführt. Hierfür wurde die Summe der euklidischen Distanzen der untersuchten Stichproben (genetische Datensätze) und Individuen (Schädel-Daten) zu ihren jeweiligen Cluster-Mittelwerten als Test-Statistik verwendet. Unter der Annahme (Null-Hypothese), daß eine gewählte Gruppierung der Daten keinen substantiellen Beitrag zur Aufklärung der pazifischen Populations-Struktur leistet, sollte die anhand der Clusterung berechnete Test-Statistik nicht signifikant kleiner als die durchschnittliche Test-Statistik für zufällige, d. h. randomisierte Cluster-Zuordnungen sein. Dies impliziert im Umkehrschluß gleichzeitig, daß sich die betrachteten Gruppen nicht signifikant voneinander unterscheiden. Somit wurde durch zufällige Zuordnung der Entitäten zu den betrachteten Clustern und anschließender Berechnung der Test-Statistik durch 10000 Wiederholungen eine entsprechende Null-Verteilung approximiert. Die Wahrscheinlichkeit (p-Wert) dafür, daß die beobachtete Test-Statistik bei zufälliger Cluster-Bildung erhalten wird, konnte so durch Berechnung des Anteils randomisierter Test-Statistiken berechnet werden, die kleiner oder gleich der beobachteten Test-Statistik waren.

Mit Hilfe dieses Randomisierungs-Tests, welcher vom Autor der vorliegenden Arbeit in *R* implementiert wurde, wurde die Gruppen-Homogenität der Daten-basierten Clusterung, der Einteilung in geopolitische Subpopulationen sowie der Gruppierung nach Sprachgruppen getestet. Um weiterhin zu überprüfen, ob sich auch austronesisch-von den papuasprachigen Populationen genetisch innerhalb der gefundenen Cluster unterscheiden, und ob es somit eine sprachliche Stratifizierung innerhalb der identifizierten Gruppen gibt, wurde die Sprach- in der Gruppen-Zugehörigkeit zudem zu Test-Zwecken getestet.

Des Weiteren wurde der Randomisierungs-Test dazu verwendet, um signifikante Populations-Unterschiede in benachbarten Untersuchungs-Gruppen zu identifizieren, welche durch eine zuvor in der Literatur beschriebene biogeographische Linie oder besiedlungshistorische Grenze getrennt sind (vgl. Abb. 2, S. 10): i) Die Wallace-Linie (Mayr 1944, Wallace 1863) verläuft als bekannteste biogeographische Linie zwischen Bali und Lombok sowie zwischen Borneo und Sulawesi quer durch Indonesien. Damit zeichnet sie einerseits den wahrscheinlichen ehemaligen Küstenverlauf des Sunda-Landes vor dem Anstieg des Meeresspiegels zum Ende der letzten Eiszeit hin nach. Andererseits markiert die Wallace-Linie möglicherweise die Grenze in der Ausbreitung der frühen Südost-Asiaten (westlich) und der östlich von ihr lebenden ursprünglichen Papuaner (Howells 1967, Lipson et al. 2014, Spriggs 2012, Vallée et al. 2016). Um zu testen, ob sich die rezenten

Populationen westlich und östlich der Wallace-Linie unterscheiden, wurde die biologische Homogenität der West- und Ost-Indonesier verglichen. ii) Die Grenze zwischen *Near* und *Remote Oceania*, welche zwischen den Salomonen und Vanuatu und Fidschi verläuft (diese geographischen Gruppen wurden im Randomisierungs-Test einbezogen), stellt die östliche Grenze der initialen Ausbreitung der Papuaner dar (Green 1991a, 1999). iii) Die sog. Tryon-Hackman-Linie (Ross 1988, Tryon & Hackman 1982) stellt die scharfe linguistische Grenze zwischen der Gruppe der westozeanisch-austronesischen Sprachen (Neubritanniens, Neuirlands sowie der nordwestlichen Salomonen bis hin nach Santa Isabel) einerseits und den zentral- sowie ostozeanischen austronesischen Sprachen (restliche Sprachen *Remote Oceanias* wie auch der Salomonen-Inseln Guadalcanal, Malaita, San Cristobal, die sie umgebenden kleinen salomonischen Inseln sowie die südöstlichste Landzunge Santa Isabels) andererseits dar. Neben sprachlichen und kulturellen Unterschieden (Sheppard & Walter 2006) beiderseits der Tryon-Hackman-Linie, fanden Pugach et al. (2018) auf Basis genomweiter SNP-Daten zudem eine klare genetische Trennung, weshalb neben der Wallace-Linie und der Grenze zwischen *Near* und *Remote Oceania* auch auf signifikante Unterschiede zwischen den salomonischen Populationen westlich und östlich der Tryon-Hackman-Linie getestet wurde. iv) Zuletzt wurde schließlich auch die in der Daten-getriebenen Einteilung gefundene Gruppierung der ostindonesischen Inseln (Molukken, Ost-Nusa Tenggara, Palau, Jamdena, Timor und Trangan) mit den benachbarten westindonesischen sowie westpapuanischen Entitäten verglichen, da sie geographisch den Beginn der östlichen Verteilung rezenter Individuen mit nachweisbarer *Denisova*-Einmischung innerhalb *Near Oceanias* darstellt (vgl. Abb. 1 in Reich et al. 2011), und so den potentiellen Durchmischungsbereich zwischen frühen Südost-Asiaten einerseits und den direkten Vorfahren der modernen Bewohner der Inseln Südost-Asiens andererseits markiert. Aufgrund der zu geringen Stichprobengrößen in den bei diesen Tests verglichenen Bereichen für die HLA-Marker, wurden lediglich die klassischen genetischen Marker, mtDNA- und Y-chromosomale SNPs/Indels sowie die kranio-metrischen Dimensionen für die Testungen herangezogen.

#### 2.2.6 Geographische Migrations-Barrieren

Mit Hilfe des Randomisierungs-Tests (vgl. vorheriges Kapitel) wurde zunächst lediglich geprüft, ob sich die in Gruppen und Subpopulationen (Kleingruppen) eingeteilten Stichproben generell signifikant voneinander unterscheiden. Um darüber hinaus zu eruieren, entlang welcher geographischer Regionen die benachbarten Populationen (Stichproben) die größten genetischen und morphologischen Unterschiede aufweisen, wurde der Maximal-Differenzen-Algorithmus nach Monmonier (1973) auf die georeferenzierten biologischen Daten des

Untersuchungsgebiets angewandt. Der Monmonier-Algorithmus hat sich dabei in früheren Studien mehrfach als nützliches Werkzeug erwiesen, um mögliche Migrations-Barrieren zu identifizieren, welche durch eine plötzliche Veränderung des Marker-Frequenz-Spektrums oder der Morphologie identifiziert werden können (Manel et al. 2003, Manni et al. 2004, Patten & Smith-Patten 2008). Dabei wird zunächst ein Graph rekonstruiert, welcher die geographischen Lokalitäten der Stichproben verbindet. Die Kante dieses Graphen, welche mit der größten biologischen Distanz assoziiert ist, dient schließlich als Startpunkt, um nach einer Migrations-Barriere zu suchen. Der Monmonier-Algorithmus iteriert dabei solange durch benachbarte Kanten, bis ein zuvor festgelegter Grenzwert, eine Minimal-Distanz, erreicht ist. Dieser Grenzwert kann durch die graphische Auftragung der absteigend geordneten biologischen Distanzen der durch eine Kante verbundenen Populationen bestimmt werden: Eine Migrations-Barriere wird sich wahrscheinlich als abrupte Veränderung in der biologischen Distanz zeigen.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden die zur Ausführung des Monmonier-Algorithmus benötigten Graphen durch Delaunay-Triangulationen (Delaunay 1934) erstellt. Bei den genetischen Datensätzen dienten hierzu die Georeferenzen der Stichproben. Im Gegensatz dazu wurden die morphometrischen Daten entsprechend der Herkunft der Individuen zu mehreren Demen zusammengefaßt, um die Daten zu mitteln und so die Beeinflussung der biologischen Distanz benachbarter Entitäten durch individuelle Ausreißer zu vermindern. Dabei wurden 242 Paare von Längen- und Breitengraden ungefähr gleichmäßig über die Landmassen des Untersuchungsgebiets verteilt (ca. 1 Dem pro 6000 km<sup>2</sup>). Die Intention war hierbei, daß diese Dem-Positionen ungefähr die historische und rezente Realität der Verteilung von Individuen über die Inseln des Süd-Pazifiks widerspiegeln. Demgemäß wurden in den normalerweise verhältnismäßig flachen und gut zugänglichen Küsten-Regionen Deme in größerer Dichte initialisiert, als in den küstenabgewandten zentralen und dann stets gebirgigen Landstrichen der großen Inseln. Bei der Verteilung der Deme innerhalb *Near Oceanias* hat sich der Autor der vorliegenden Arbeit größtenteils an der Verteilung von Vallée et al. (2016) orientiert, die einen ähnlichen Ansatz verfolgten. Die Verteilung der so gewählten Deme, welche im Rahmen der vorliegenden Arbeit Stellvertreter-Meta-Populationen darstellen, ist in Abb. 18 (S. 143) dargestellt. Alle untersuchten Individuen wurden schließlich den geographisch nächstgelegenen Demen zugewiesen und die Mittelwerte über alle 1000 Schädel-Dimensionen invers Distanz-gewichtet berechnet. Als Stellvertreter biologischer Distanzen wurden euklidische Distanzen berechnet. Auf dem Delaunay-Dreiecksnetz erfolgte so zuletzt die Identifikation möglicher vorkommender Migrations-Barrieren im Untersuchungsgebiet mit Hilfe des R-Pakets *adegenet*.

### 2.2.7 Geographische vs. biologische Distanz

Des Weiteren sollte getestet werden, ob die beobachteten biologischen Unterschiede mit größer werdender geographischer Distanz zunehmen. Dies könnte darauf hindeuten, daß im Untersuchungsgebiet räumlich weiter voneinander entfernte Populationen stärker voneinander isoliert sind (*isolation by distance*, Malécot 1948). In der ökologischen und populationshistorischen Forschung wird für solche Testungen klassischerweise der Mantel-Test (Mantel 1967) herangezogen. Die dabei erhaltenen Mantel-Korrelationskoeffizienten ( $r_M$ ) lassen sich jedoch nicht zwangsläufig wie Pearson-Korrelationskoeffizienten interpretieren, da diese Parameter und ihre Signifikanzen selbst stark von verschiedenen Faktoren (z. B. der wahren Form des Zusammenhangs biologischer und geographischer Distanzen, dem Vorhandensein lokaler genetischer Ungleichgewichte oder der Kovarianz- bzw. Autokorrelations-Struktur der getesteten Distanz-Matrizen) abhängen (Diniz-Filho et al. 2013, Guillot & Rosset 2013, Legendre et al. 2015, Zeller et al. 2016).

Anstatt das Ergebnis eines Mantel-Tests auf den vollständigen biologischen und geographischen Distanz-Matrizen selbst zu verwenden, kann es daher sinnvoll sein, die Form des Mantel-Korrelogramms zu interpretieren, die von den zuvor genannten Faktoren nur marginal beeinflusst wird und somit relativ robust ist (Borcard & Legendre 2012). Dabei werden die originalen geographischen Distanzen selbst in ordinale Distanz-Klassen eingeteilt und anschließend iterativ durch alle Klassen Mantel-Tests (mit den der Klasse entsprechenden biologischen Distanzen und der korrespondierenden Manhattan-Distanz-Matrix der Distanz-Klassen) durchgeführt. Die dabei erhaltenen  $r_M$ -Werte werden im Mantel-Korrelogramm schließlich gegen die Distanz-Klassen, für welche sie berechnet wurden, aufgetragen (Oden & Sokal 1986, Legendre & Legendre 2012). Bilden die (signifikanten)  $r_M$ -Werte in der Tendenz im Mantel-Korrelogramm einen monoton fallenden Verlauf, so kann dies auf eine signifikante geographische Isolation (und damit auf *isolation by distance*) hindeuten.

Die Mantel-Korrelogramme für die im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendeten Datensätze wurden mit Hilfe des R-Pakets *vegan* generiert. Die geographischen Distanzen wurden initial erneut als Länge der geodätischen Linien zwischen beprobten Populationen oder Individuen auf dem WGS84-Ellipsoiden nach Vincenty (1975) berechnet. Sowohl die genetischen als auch die morphometrischen Distanzen wurden als euklidische Distanzen geschätzt. Um der Durchführung multipler Mantel-Tests und der damit potentiell einhergehenden  $\alpha$ -Fehler-Inflation Rechnung zu tragen, erfolgte eine konservative Korrektur des Signifikanz-Niveaus nach Bonferroni. Die sich aus dem Vergleich von geodätischen und biologischen Distanzen ergebenden

Streudiagramme und Mantel-Korrelogramme sind in Abb. 16 (S. 94) dargestellt.

### 2.2.8 Diskriminanz-Analyse von Hauptkomponenten (DAPC)

Um die genetische Struktur von Populationen oder Individuen näher zu untersuchen, kommen in der Populations-Biologie, molekularen Ökologie und medizinischen Genetik häufig Bayessche Cluster-Verfahren wie STRUCTURE (Falush et al. 2003, Pritchard et al. 2000) oder BAPS (Corander et al. 2003, Tang et al. 2009) zum Einsatz, welche die biologische Varianz unter expliziter Annahme eines populationsgenetischen Modells in mehrere vorgegebene Verwandtschafts-Komponenten partitionieren und die Wahrscheinlichkeit der Zuweisung einer Entität zu einer dieser Komponenten schätzen. Diese Bayesschen Cluster-Verfahren sind jedoch einerseits rechenintensiv und erfordern bereits *a priori* Annahmen über die genetische Struktur der untersuchten Entitäten (z. B. Vorliegen eines Hardy-Weinberg-Gleichgewichts). Darüber hinaus konnte gezeigt werden, daß sie einerseits fehlerhafte Clusterzahl-Schätzungen bei langen Divergenz-Zeiten liefern und sensitiv auf Stichprobengrößen-Unterschiede reagieren (Kalinowski 2011). Aus diesem Grund wurde zur weiteren Untersuchung der pazifischen Populationen im Rahmen der vorliegenden Arbeit und zur Inferenz ihrer genetischen Komponenten die Anwendung einer Diskriminanz-Analyse auf Hauptkomponenten (DAPC, Jombart et al. 2010) präferiert.

Die DAPC kombiniert die Hauptkomponenten-Analyse (PCA, Wold et al. 1987) mit der linearen Diskriminanz-Analyse (LDA, Fisher 1936). Die PCA faßt dabei die Gesamtvariabilität der untersuchten Entitäten zusammen, die sich aus der Variabilität zwischen den Gruppen und der Variabilität innerhalb der Gruppen ergibt. Die in der DAPC darauf folgende LDA wird schließlich dazu verwendet, um die beiden Variabilitäts-Beiträge zu trennen und lediglich die Variabilität zwischen den Gruppen zu maximieren. Somit kommt die Diskriminanz-Analyse auf Hauptkomponenten im Gegensatz zu den klassischen Bayes-Verfahren wie STRUCTURE oder BAPS ohne jegliche Annahmen über die untersuchten Entitäten aus. Darüber hinaus konnte in Simulations-Experimenten gezeigt werden, daß die DAPC im Hinblick auf die Unterteilung in Populationen bessere Performanz aufweist als STRUCTURE (Jombart et al. 2010), so daß zur weiteren Untersuchung Erstere zum Einsatz kam.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde mit Hilfe der Diskriminanz-Analyse auf Hauptkomponenten die Wahrscheinlichkeit der Zugehörigkeit der betrachteten Entitäten zu den zuvor identifizierten Gruppen (vgl. „Populations-Strukturen und Stratifizierung“, S. 61) geschätzt. Die Anwendung der DAPC auf die Schädel- und genetischen Daten erfolgte dann mit Hilfe der Implementierung im *adegenet*-R-

Paket. (Die Analyse autosomaler Daten erfolgte ausschließlich auf Grundlage der klassischen genetischen Marker, da die Methode eine Zusammenfassung der geschätzten Clusterzugehörigkeiten für klassische Marker mit denen für keine Stichprobe vollständig vorliegenden HLA-Marker-Häufigkeiten nicht zuläßt.) Da i. d. R. lediglich die ersten  $m$  aus einem Datensatz mit  $n$  Variablen gewonnenen Hauptkomponenten die übergeordnete genetische Struktur (Einteilung in biologisch bedeutsame Gruppen) erklären und die letzten  $n - m$  Hauptkomponenten lediglich untergeordnete (z. B. individuelle) Varianz-Anteile beschreiben, wurde für die untersuchten Datensätze mit Hilfe von Kreuzvalidierungen die Zahl  $m$  der ersten Hauptkomponenten identifiziert, welche eine möglichst gute Vorhersage der betrachteten Entitäten (Stichproben oder Individuen) in die identifizierten Gruppen erlaubt. Hierzu wurden 90 % der Daten eines jeden Datensatzes zufällig als Trainings-Datensatz gewählt und nach einer DAPC mit  $m$  Hauptkomponenten die Clusterzugehörigkeit des restlichen Datensatzes (10 %) vorhergesagt. Diese Prozedur (Randomisierung, Aufsplitten der Daten und Vorhersage der Clusterzugehörigkeit) wurde 100 mal wiederholt und die optimale Hauptkomponenten-Anzahl  $m$  als Diejenige bestimmt, welche im Mittel die beste Zuordnung (den kleinsten mittleren Misklassifikations-Fehler) erlaubte.

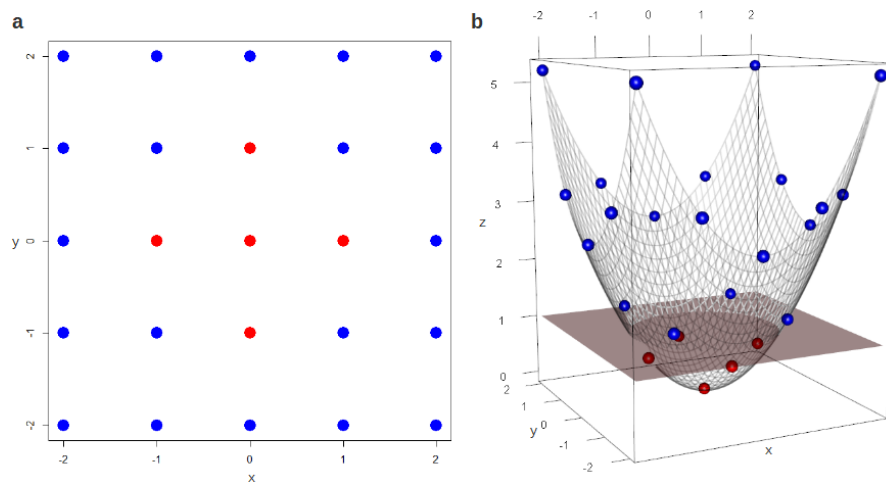
Die durch die DAPC geschätzten *posteriori*-Wahrscheinlichkeiten für die Individuen und Stichproben, deren Zugehörigkeit zu geographischen Gruppen und Untergruppen vorab geschätzt wurde (vgl. „Populations-Strukturen und Stratifizierung“), wurde schließlich zur weiteren Betrachtung der Populations-Strukturen des Untersuchungsgebiets genutzt: Zum einen wurde i) die in der DAPC ermittelte posteriore Wahrscheinlichkeit der Gruppen-Zugehörigkeit der tatsächlichen Gruppe gegenübergestellt (*Admixture*-Plots) und ii) andererseits die Separierung der geographischen Gruppe durch die ersten beiden Hauptkomponenten der DAPC (syn. Diskriminanzfunktionen) explorativ dargestellt. iii) Darüber hinaus wurden agglomerativ durch das *Neighbor-Joining*-Verfahren (Saitou & Nei 1987) phylogenetische Bäume basierend auf Grundlage der aus den pro Untergruppe gemittelten posterioren Wahrscheinlichkeiten und den euklidischen Distanzen untereinander generiert. Um darüber hinaus zu verifizieren, welche Furkationen des Baumes starke oder schwache Unterstützung durch die Daten erhalten, wurden zudem durch 10000fache Randomisierung der Daten Bootstrap-Werte generiert.

#### 2.2.9 Kernel-Methoden

Die statistischen Standard-Verfahren, welche zur Klassifikation verwendet werden (z. B. die Diskriminanz-Analyse, *Random Forests*, *Support Vector Machines*), basieren allesamt auf der Annahme, daß die zu verschiedenen Klassen (z. B. biologischen Populationen) gehören-



den Individuen linear voneinander separierbar sind. Diese Annahme trifft in der Realität häufig jedoch nicht zu, da sich die Verteilungen verschiedener Merkmale (im Sprachgebrauch des maschinellen Lernens auch als *Features* bezeichnet) überlappen können (Koutroumbas & Theodoridis 2008). In solchen Fällen kann der sog. *Kernel-Trick* (Shawe-Taylor & Cristianini 2004) zur Anwendung kommen. Solche Kernels stellen Abbildungen (Funktionen) dar, mit deren Hilfe die originalen  $j$  *Features* (und damit  $j$  Variablen des verwendeten Datensatzes) in einen höherdimensionalen Raum (mit  $i$  Dimensionen,  $i \gg j$ ) projiziert werden, in der Hoffnung, daß sich dort die verschiedenen Klassen besser linear separieren lassen. Damit können nach der Kernel-Transformation die Standard-Verfahren zur Klassifikation angewandt werden. Die Funktionsweise des Kernel-Tricks wurde in Abb. 10 exemplarisch dargestellt.



**Abb. 10: Funktionsweise des Kernel-Tricks**

**a:** Es werden die Ausprägungen zweier *Features* (x- und y-Wert) von Individuen aus zwei verschiedenen Gruppen (blau und rot) betrachtet. Die roten Punkte sind dabei linear nicht von den blauen Punkten separierbar. **b:** Durch die Anwendung eines Kernels mit der Funktion  $f(x, y) := 0,65 \times (x^2 + y^2)$ , wird der *Feature*-Raum durch  $z$  erweitert ( $\mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^3$ ). Mit Hilfe des neuen *Features* ist nun eine perfekte lineare Separierung der Individuen beider Gruppen möglich (vgl. eingezeichnete Ebene).

Um vor der Schätzung der optimalen Kernel-Parameter, welche eine bestmögliche Klassifikation erlauben, redundante oder fixierte Variablen (beide geben keine Auskunft über biologische Unterschiede der betrachteten Entitäten) aus der Analyse auszuschließen, wurde anstatt der originalen Daten auf ihre Hauptkomponenten zurückgegriffen. Dabei wurden lediglich die Hauptkomponenten verwendet, welche einen von 0 verschiedenen Anteil an der Gesamt-Varianz erklären. Unter der Anwendung der R-Pakete *e1071*, *irace*, *kernlab*, *mlr*, *nnet* und *randomForest*, wurden durch Kreuzvalidierungen schließlich die Kernel-Parameter optimiert, welche die beste Klassifikation (gemessen als kleinster mittlerer Misklassifikations-Fehler; *mean misclassification*

*error*) durch logistische Regression, eine lineare Diskriminanz-Analyse (Fisher 1936), *Random Forests* (Breiman 2001) und einen *Support Vector-Klassifikator* (Cortes & Vapnik 1995) lieferten.

Für das verwendete Klassifikations-Verfahren mit dem geringsten mittleren Misklassifikations-Fehler wurden final für den vollständigen Datensatz die Zugehörigkeit der betrachteten Entitäten zu den Daten-getriebenen ermittelten Gruppen bestimmt. Das Ergebnis, eine Konfusions-Matrix, welche den Anteil der aus einer bestimmten Gruppe stammenden und einer beliebigen anderen Gruppe zugeordneten Entitäten enthält, kann dann weiter interpretiert werden: Gruppen, deren Misklassifikations-Fehler am geringsten ist, sind wahrscheinlich homogener als andere Gruppen. Im Umkehrschluß bedeutet dies, daß die fehlerhaften Klassifikationen Aufschluß über die Ähnlichkeit zwischen den Gruppen geben können.

#### 2.2.10 *Anteile asiatischer und papuanischer Haplogruppen innerhalb Remote Oceanias*

Die in den vorangegangenen beiden Kapiteln erörterten Verfahren können dazu eingesetzt werden, um anhand des Marker-Spektrums der zur Verfügung stehenden Populations-Stichproben Ähnlichkeiten zwischen Populationen zu identifizieren und um so möglicherweise Rückschlüsse darauf zu ziehen, welche pazifischen Entitäten durch stärkeren asiatischen (austronesischen) oder neuguineanischen (papuanischen) Einfluß entstanden sind. Dies geschieht ohne Kenntnis darüber, welcher Polymorphismus einen Marker für die Herkunft aus den zuvor genannten Regionen darstellt. Besonders im Rahmen der Methoden, die mit einem Informations-Verlust einhergehen (z. B. Verwendung von Distanz-Maßen im Rahmen der Generierung von *Neighbor-Joining*-Bäumen, exklusive Betrachtung der ersten, aussagekräftigsten Hauptkomponenten, etc.), kann ein auf die Initial-Besiedlung folgender Genfluß daher zu einer fehlerhaften Interpretation führen.

Eine Alternative stellt hingegen die Einbeziehung von gemeinhin akzeptiertem Fachwissen dar. So soll an dieser Stelle neben den zuvor genannten Verfahren auch der auf asiatische bzw. neuguineanische Migranten zurückzuführende Anteil mitochondrialer und Y-chromosomaler Haplogruppen wiedergegeben werden. Hierzu wird auf die von Friedlaender et al. (2005), Kayser et al. (2006), Kivisild et al. 2003, Merriwether et al. (2005) (für mtDNA) bzw. Karafet et al. (2002), Kayser et al. (2000, 2001, 2003, 2006), Su et al. (1999) (für Y-DNA) anhand phylogenetischer und phylogeographischer Verfahren als in Neuguinea bzw. Asien entstandene und somit mit der papuanischen bzw. austronesischen Kultur assoziierten mtDNA- und NRY-Haplogruppen zurückgegriffen. In den zuvor genannten Arbeiten wurden die mitochondrialen Haplogruppen (sowie ihre phylogenetischen

schen Abkömmlinge) B<sub>4</sub> (mit B<sub>4a</sub>, dem Polynesischen Motiv, B<sub>4a1a1</sub>, B<sub>4a1a1a</sub>, etc. und B<sub>4b1</sub>), M<sub>7c1c</sub> als asiatische Marker und die Haplogruppen M<sub>28</sub>, P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub> sowie Q als in Neuguinea entstanden identifiziert. Unter den Y-chromosomal Haplogruppen gelten hingegen C-RPS<sub>4Y</sub>, NO-M<sub>214</sub>, O-M<sub>95</sub>, O-M<sub>119</sub>, O-M<sub>122</sub>, O-M<sub>134</sub> sowie O-M<sub>175</sub> als einen asiatischen Ursprung indizierend und C-M<sub>38</sub>, C-M<sub>208</sub>, K-M<sub>9</sub>, K-M<sub>254</sub>, M-M<sub>4</sub>, M-M<sub>104</sub>, M<sub>230</sub> sowie M-P<sub>34</sub> als papuanische Marker-Varianten. Hier nicht aufgelistete Haplogruppen können als in anderen Regionen der Erde entstandene Haplogruppen (z. B. aus früheren Epochen der Besiedlungsgeschichte der Erde durch den *H. sapiens* oder durch Einbringung europäischer Kolonialisten und Seefahrer) interpretiert werden (vgl. Kayser et al. 2006, Macaulay et al. 1999). Die Summe der so bestimmten asiatischen bzw. papuanischen Haplogruppen-Häufigkeiten in den einzelnen pazifischen Regionen sollte dann ein weiteres (und erwartungstreueres) Bild der entsprechenden regionalen Besiedlungs-Historie der Kulturreale *Remote Oceanias* (Melanesien, Mikronesien und Polynesien) liefern.



## ERGEBNISSE

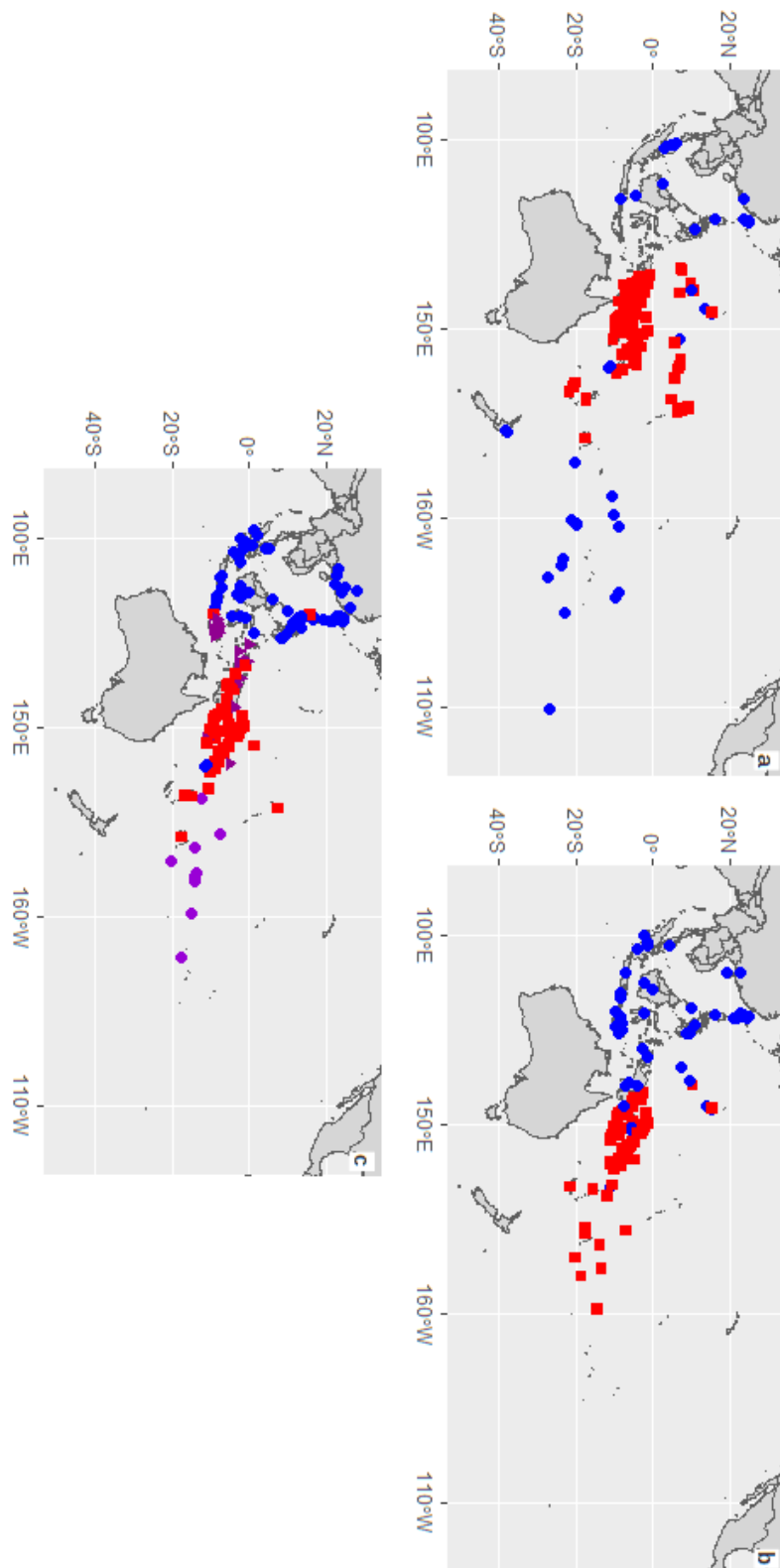
---

### 3.1 ÜBERGEORDNETE POPULATIONS-STUKTUREN

Mit Hilfe des agglomerativen *Complete Linkage*-Verfahrens auf den klassischen genetischen Blutgruppen-Markern als Stellvertreter autosomaler Daten, mitochondrialer sowie Y-chromosomaler SNP-Häufigkeiten wurden die beprobten Populationen zunächst geclustert. Die schließlich verwendete Clusterzahl  $k$  wurde dabei für jeden Datensatz mit Hilfe des Silhouetten-Verfahrens bestimmt, wobei sich die optimale Anzahl an Gruppen für die größte mittlere Silhouetten-Breite jedes Datensatzes ergab. Auf diese Weise wurden für die autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Daten 2, 2 und 4 Cluster (mit 0,454, 0,302 sowie 0,320 als mittlerer Silhouetten-Breite) identifiziert.

Um die an ihren Rändern leicht unscharfen geographischen Cluster-Zuteilungen, die sich dabei ergaben, besser gegeneinander abgrenzen zu können, erfolgte eine weitere Cluster-Bildung, diesmal jedoch mit geographischen *Constraints*. Die hierfür verwendeten Misch-Parameter, die eine Gewichtung der geographischen Distanzen gegenüber der genetischen Distanzen (gemessen als euklidische Distanzen) angeben, wurden als 0,450, 0,150 bzw. 0,200 für autosomale, mitochondriale und Y-chromosomale Daten geschätzt. Sie erlaubten eine maximale Zunahme des Einflusses (syn. Trägheit) der geographischen Clusterung um 0,119, 0,327 sowie 0,400 bei gleichzeitig minimaler Abnahme des genetischen Cluster-Musters um 0,038, 0,068 und 0,099 (für autosomale Daten, mitochondriale und Y-chromosomale SNPs).

Die auf diese Weise erhaltenen Cluster sind in Abb. 11 dargestellt. Mit Hilfe der klassischen genetischen Marker (Abb. 11a) werden die mikronesischen Stichproben einerseits zusammen mit denen Neuguineas geclustert. Andererseits werden die geographisch am weitesten voneinander entfernten Kulturreale des Untersuchungsgebiets, die Inseln Südost-Asiens und Polynesien, demselben, blau dargestellten Cluster zugeteilt. Ein ähnliches Muster läßt sich weder für die mitochondrialen (Abb. 11b) noch die Y-chromosomalen (Abb. 11c) Stichproben erkennen: Bei Ersteren steht ein aus den Inseln Südost-Asiens und dem asiatischen Festland bestehendes Cluster einem neuguineanisch-melanesisch-polynesischen Cluster gegenüber, während die SNPs der nicht-rekombinanten Region des Y-Chromosoms klar die Inseln Südost-Asiens, den größten Teil Neuguineas und Polynesien genetisch voneinander separieren. Darüber hinaus läßt sich für die Y-chromosomalen Daten ein weiteres Cluster identifizieren, welcher die südöstlichen Inseln Indonesiens (Molukken, Nusa Tenggara-Inseln



**Abb. 11: Identifizierte genetische Cluster**

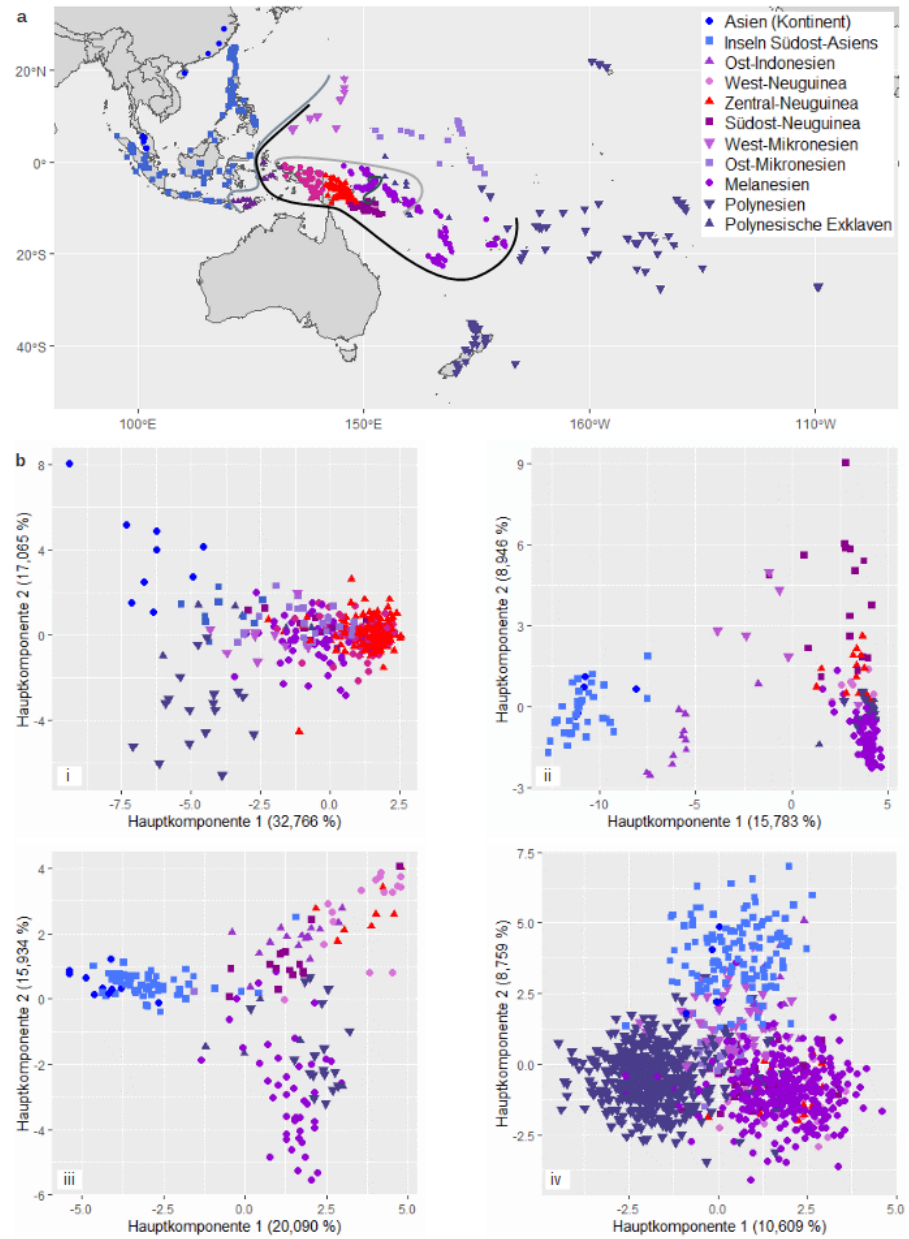
Durch hierarchisches *Complete Linkage*-Clustern mit geographischen *Constraints* wurden für die klassischen genetischen Blutgruppen-Marker (a) zwei Cluster, für mitochondriale SNP-Daten (b) ebenso zwei Cluster und für Y-chromosomale SNP-Häufigkeiten (c) vier bedeutsame Cluster identifiziert, die als verschiedenfarbige unterschiedliche Symbole dargestellt wurden.

und Timor) von den übrigen Inseln Südost-Asiens differenziert und welcher innerhalb West-Neuguineas mit dem Cluster des östlichen Zentral-Neuguineas überlappt.

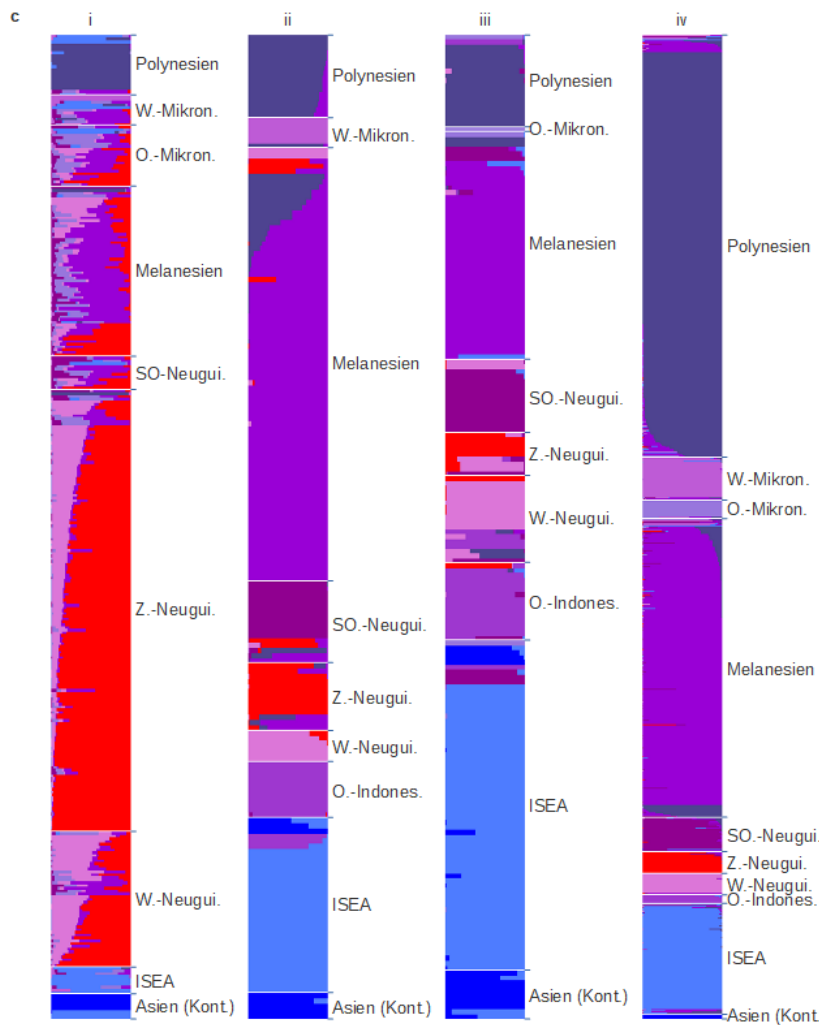
Mit Hilfe der in Abb. 11 dargestellten räumlichen Verteilungen der Cluster wurden manuell (über alle drei Datensätze hinweg) geographisch möglichst homogene Gruppen gebildet (vgl. Abb. 12a), welche nachfolgend weiter untersucht wurden. (Auch wenn über alle Datensätze hinweg die Einwohner Kontinental-Asiens mit denen der Inseln Südost-Asiens geclustert wurden, wurden diese Entitäten dennoch unterschieden, um ggf. weitere, rezente Einflüsse vom asiatischen Festland auf die Populationen des Süd-Pazifiks identifizieren zu können.) Um zu testen, ob die so identifizierten Gruppen – Asien (Kontinent), Inseln Südost-Asiens, Ost-Indonesien, West-Neuguinea, Zentral-Neuguinea, Südost-Neuguinea, Melanesien, Polynesien, West-Mikronesien und Ost-Mikronesien – in ihrer Gesamtheit für jeden Datensatz homogener sind als zufällige Gruppen-Zuteilungen, wurden Randomisierungs-Tests durchgeführt. Die dabei erhaltenen p-Werte sind in Tab. 1 wiedergegeben. Sie zeigen, daß die so identifizierten Gruppen über alle Datensätze hinweg größtenteils signifikant genetische Entitäten zusammenfassen. Lediglich für drei Datensätze, die HLA-Klasse I-Gene *A* sowie *C* und das HLA-Klasse II-Gen *DPB1*, konnten auf dem Signifikanz-Niveau von  $\alpha = 0,050$  keine signifikant voneinander verschiedenen und somit über die identifizierten Gruppen hinweg homogenen Cluster nachgewiesen werden.

Um die Relationen und Ähnlichkeiten der Individuen und Populations-Stichproben der identifizierten Gruppen weiter explorativ aufzuklären, erfolgte auf den klassischen Blutgruppen-Markern (ABO, MNS, Rhesus) als Stellvertreter autosomaler Daten, den mitochondrialen sowie Y-chromosomalen SNP-Daten als auch den ermittelten kranio-metrischen Dimensionen eine Diskriminanz-Analyse auf Hauptkomponenten (DAPC). Mit Hilfe einer Kreuzvalidierung wurde zuvor die Anzahl der zur bestmöglichen Vorhersage der datengetriebenen Gruppen-Zuteilung benötigten ersten  $m$  Hauptkomponenten als 9 (klassische Marker), 43 (mitochondriale SNPs), 22 (Y-chromosomale Daten) und 205 (Schädel-Dimensionen) ermittelt. Die damit assoziierten kleinsten relativen Misklassifikations-Fehler von 0,491, 0,254, 0,207 sowie 0,515 sind dabei auf einem Level von  $\alpha = 0,050$  durchweg deutlich kleiner als die erwartbaren *a priori*-Fehler ( $1 - \frac{1}{\text{Zahl vorliegender Gruppen}}$ ; 0,889 bei den genetischen bzw. 0,900 bei morphometrischen Daten) bei zufälliger Zuordnung.

In der Gegenüberstellung der ersten beiden Hauptkomponenten (Abb. 12b) zeigen sich für die autosomalen Daten (i) sowohl die Polynesier als auch die Bewohner der Inseln Südost-Asiens bzw. Kontinental-Asiens von den restlichen pazifischen Einwohnern separiert. Die Einwohner der polynesischen Exklaven liegen in der Peripherie der Polynesien-Punktwolke und scheinen (ausgehend von







**Abb. 12: Biologische Strukturierung des Untersuchungsgebiets**

**a:** Geographische Verteilung der durch hierarchische Cluster-Bildung (vgl. Abb. 11, S. 74) identifizierten Gruppen. Die Positionen der dabei dargestellten Gruppen-Symbole entsprechen den geographischen Referenzen der in der vorliegenden Arbeit untersuchten Populations-Stichproben und Individuen. Die eingezeichneten Linien zeigen die Verläufe der mit Hilfe des Monmonier-Algorithmuses identifizierten potentiellen Migrations-Barrieren (vgl. „Geographische Migrations-Barrieren“, S. 64), die für den autosomalen, mitochondrialen, Y-chromosomal und kranio-metrischen Datensatz (von dunkel nach hell) eingezeichnet wurden. **b:** Projektion der genetischen und morphometrischen Daten auf die ersten beiden Hauptkomponenten (Diskriminanz-Funktionen) der DAPC. **c:** *Admixture*-Plots, welche die in der DAPC identifizierten posterioren Wahrscheinlichkeiten der Gruppen-Zugehörigkeiten für die untersuchten Entitäten darstellen. Die Farben der einzelnen Komponenten korrespondieren dabei mit dem Farb-Schema in der ersten Teil-Abbildung (a). i: autosomale Daten, ii: mitochondriale Haplogruppen-definierende SNPs, iii: Y-chromosomale SNP-Daten, iv: kranio-metrische Dimensionen.

Tab. 1: Ergebnisse der Randomisierungs-Tests auf Gruppen-Unterschiede

Datensatz	p-Wert
Klassische genetische Marker	< 0,001 ***
HLA-A	0,225
HLA-B	< 0,001 ***
HLA-C	0,090 °
HLA-DPA <sub>1</sub>	< 0,001 ***
HLA-DPB <sub>1</sub>	0,089 °
HLA-DQA <sub>1</sub>	0,001 **
HLA-DQB <sub>1</sub>	< 0,001 ***
HLA-DRB <sub>1</sub>	< 0,001 ***
Mitochondriale SNPs	< 0,001 ***
Y-chromosomale SNPs	< 0,001 ***
Kraniometrische Daten	< 0,001 ***

Dargestellt sind die p-Werte der Randomisierungs-Tests, mit deren Hilfe auf signifikante Gruppen-Unterschiede und damit auf signifikante Homogenität der gebildeten geographisch-genetischen Gruppen getestet wurde. Zur erleichterten Erfassbarkeit der Ergebnisse wurden neben den p-Werten signifikante Ergebnisse als \* ( $0,050 > p \geq 0,010$ ), \*\* ( $0,010 > p \geq 0,001$ ) und \*\*\* ( $p < 0,001$ ) bzw. Tendenzen zur Homogenität als ° ( $0,100 > p \geq 0,050$ ) markiert.

den ersten beiden Hauptkomponenten, welche zusammen 49,831 % der Gesamt-Varianz des Datensatzes erklären) den Zentren der Asien-nahen Gruppen (Ost-Mikronesien) näher zu sein als dem Mediod des Polynesien-Clusters. Auch der Hauptkomponenten-Plot der mitochondrialen Daten (ii) indiziert eine relativ starke Separierung dieser Asien-beeinflussten geographischen Gruppen. Im Gegensatz zu den autosomalen Daten clustert hier Polynesien jedoch nahe Melanesien und den restlichen, papuanischen Gruppen, die voneinander rein visuell kaum trennbar sind. Eine Dreiteilung ergibt sich hingegen im Hauptkomponenten-Plot der NRY-Haplogruppen-definierenden SNPs (iii). Dabei stehen die Melanesier den Bewohnern der Inseln Südost-Asiens sowie des asiatischen Kontinents einerseits und den restlichen, papuanisch-mikronesischen Gruppen andererseits gegenüber. Die Polynesier scheinen hier (auf Grundlage der ersten beiden Hauptkomponenten, die zusammen 36,024 % der Gesamt-Varianz der Daten erklären) als Bindeglied zwischen den Melanesiern sowie dem papuanisch-mikronesischen Cluster zu fungieren, wobei sich der Hauptanteil der polynesischen Stichproben tendenziell näher an Melanesier anschmiegt. Eine ebenso auffällige Dreiteilung zeigt der Hauptkomponenten-Plot für die kraniometrischen Dimensionen (iv). Auch hier repräsentiert eine Punktwolke das aus den anderen Hauptkomponenten-Plots bekannte Kontinental- und In-

seln Südost-Asien-Cluster. Darüber hinaus steht eine Melanesien-Neuguinea-Punktwolke einer mehrheitlich polynesischen Gruppe gegenüber. Die Repräsentanten west- und ost-mikronesischer Bewohner stehen zentral zwischen den drei zuvor beschriebenen Clustern und fungieren somit als Bindeglied zwischen ihnen.

Ein Blick auf die *Admixture*-Plots (Abb. 12c), welche die im Rahmen der DAPC berechneten *posteriori*-Wahrscheinlichkeiten der Gruppen-Zuweisung der einzelnen Entitäten der Datensätze graphisch darstellen, zeigt für die autosomalen Daten (i) kaum Unterschiede in der Zusammensetzung der Populationen Zentral- und West-Neuguineas. Die als rot gewählte zentral-neuguineanische Komponente findet sich zudem in geringerer Abundanz in betrachteten Stichproben Melanesiens, Südost-Neuguineas und Ost-Mikronesiens wieder. Die im helleren (unteren) Lilaton dargestellte melanesische Komponente ist in ähnlicher Häufigkeit in den zuvor genannten Gruppen sowie auch West-Mikronesien anzutreffen. Relativ homogen sind hingegen die Stichproben des polynesischen Clusters, von denen lediglich drei misklassifiziert wurden (zwei als den Inseln Südost-Asiens, ISEA, zugehörig und eine als eher melanesisch).

Die Schätzungen der Zugehörigkeit zu den betrachteten Gruppen sind im Vergleich zu den autosomalen Daten beim mitochondrialen SNP/Indel-Datensatz (ii) deutlich homogener. Beispielsweise lassen sich die beprobten Populationen Ost-Indonesiens, die sehr homogen zusammen geclustert werden, klar von der Mehrheit der Repräsentanten der benachbarten Inseln Südost-Asiens differenzieren. Lediglich drei Entitäten Südost-Asiens wurden als eher zum Ost-Indonesien-Cluster zugehörig identifiziert. Zwei weitere südost-asiatische Populationen zeigen starke Affinität zu den kontinentalasiatischen Stellvertretern. Ebenso stärker differenziert werden im mitochondrialen Datensatz die west- von den zentral-neuguineanischen Entitäten. Die bei den autosomalen Daten noch so vorherrschende rote Komponente Zentral-Neuguineas spielt nun eine untergeordnete Rolle und ist – neben der Mehrheit der Stichproben dieser Gruppe – lediglich bei zwei Populationen Südost-Neuguineas in hoher Prävalenz anzutreffen. Darüber hinaus zeigen die Zentral-Neuguineaner ostindonesische Einmischungen. Ähnlich heterogen wie die betrachteten Stellvertreter Zentral-Neuguineas stellen sich auch die Populationen des neuguineanischen Südostens dar: Neben den bereits zuvor erwähnten zentral-neuguineanischen Spuren finden sich hier – neben der größtenteils eigentlichen Komponente Südost-Neuguineas – noch Einmischungen aus Ost-Indonesien sowie Polynesien. Die Melanesier werden größtenteils homogen zu einem Cluster zusammengefaßt. Lediglich einige wenige Stichproben zeigen eine größere Affinität zum Cluster der geographisch benachbarten Polynesier und Zentral-Neuguineaner, bzw. zu den Einwohnern des westlichen Neuguineas. Die homogensten Gruppen des mitochondrialen Datensatzes bilden

die West-Mikronesier sowie die Polynesier, die lediglich eine untergeordnete melanesische Komponente aufweisen.

Im *Admixture*-Plot der Y-chromosomalen SNP-Daten (Abb. 12c iii) zeigt sich erneut eine starke Affinität zwischen den Einwohnern des asiatischen Kontinents und der Inseln Südost-Asiens (blau und hellblaue Komponenten). Lediglich fünf Stichproben des ISEA-Clusters wurde als zu Ost-Indonesien, Ost-Mikronesien (jeweils eine Entität) bzw. als zu Südost-Neuguinea zugehörig identifiziert. Innerhalb West-Neuguineas zeigen sich für die Y-chromosomalen Daten starke Einmischungen der Komponente des benachbarten Ost-Indonesiens sowie (bei einer Stichprobe) Zentral-Neuguineas. Zusätzlich wurden drei Entitäten West-Neuguineas als möglicherweise polynesisch identifiziert. Umgekehrt zeigt sich die Gruppe Zentral-Neuguineas als stark von West-Neuguinea beeinflusst. Dies gilt insbesondere auch für die Stichproben Südost-Neuguineas. Die Melanesier wurden auf Grundlage der Y-chromosomalen Signatur weitestgehend homogen ihrem eigenen Cluster zugeordnet. Es finden sich lediglich wenige Einmischungen der Inseln Südost-Asiens, Polynesiens und Ost-Mikronesiens. Ähnlich homogen wurden auch die polynesischen Stichproben klassifiziert. Nur in zwei Fällen erfolgte eine wahrscheinlichere Zuordnung zu der benachbarten Ost-Mikronesiens sowie Ost-Indonesiens.

Der *Admixture*-Plot für die mit Hilfe der Anpassung des morphbaren Modells ermittelten Schädel-Dimensionen (iv) stellt sich im Vergleich zu den zuvor beschriebenen genetischen Datensätzen in seiner Cluster-Zuweisung am homogensten dar. Lediglich einige wenige Individuen der Inseln Südost-Asiens wurden als eher ostindonesisch, polynesisch oder melanesisch klassifiziert. Die Bewohner der benachbarten Regionen Melanesien und Polynesien zeigen geringe gegenseitige Einmischungen, wobei ein geringer Anteil der melanesischen Entitäten zusätzlich als zu Ost-Mikronesien oder Südost-Neuguinea zugehörig identifiziert wurden. Zwei Individuen West-Mikronesiens wurden als eher zu Ost-Indonesien gehörig klassifiziert.

Zuletzt wurden alternativ zur Diskriminanz-Analyse auf Hauptkomponenten die Gruppen-Zugehörigkeiten der untersuchten Entitäten durch die Anwendung von Kernels identifiziert. Die im Rahmen der Kreuzvalidierung geschätzten mittleren Misklassifikations-Raten lassen dabei einerseits Rückschlüsse über Ähnlichkeiten zwischen den gewählten geographischen Gruppen zu, und können zudem dazu genutzt werden, um zu überprüfen, ob durch die „nicht-lineare Klassifikation“ grundlegend andere Beziehungen zwischen den Clustern offengelegt werden, als in der DAPC. Wie ein Vergleich der mittleren Misklassifikations-Anteile unter Verwendung der vier Klassifikations-Verfahren (vgl. Tab. 2) zeigt, konnte die tatsächliche Gruppen-Zugehörigkeit der betrachteten Stichproben und Individuen über alle vier Datensätze hinweg am besten durch *Random Forests* vorhergesagt werden. Für dieses Klassifikations-Verfahren auf dem

Tab. 2: Misklassifikations-Raten beim maschinellen Lernen mit Kernels

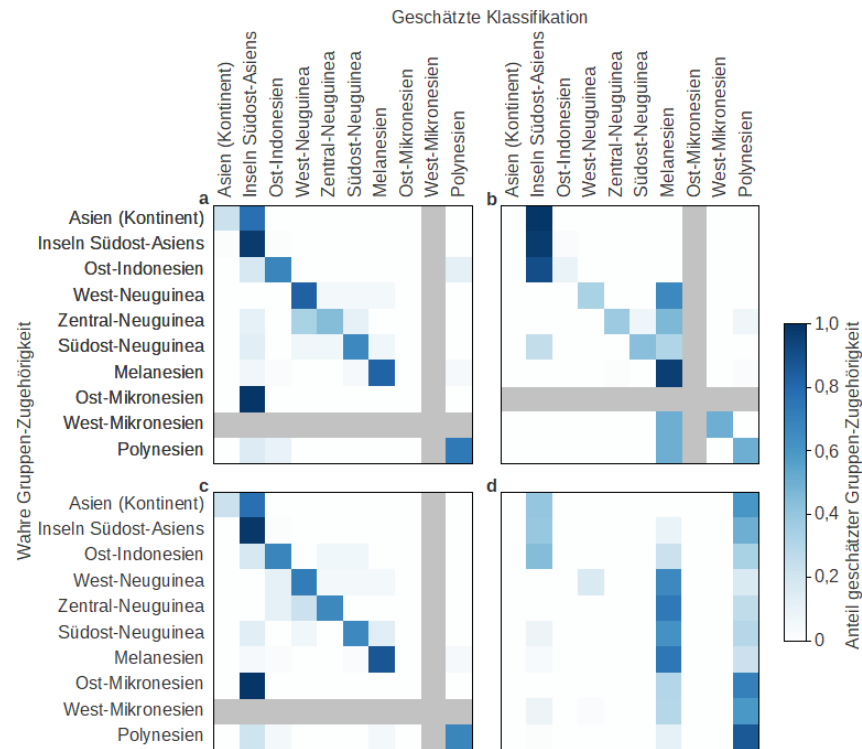
Methode	Datensatz			
	autosomal	mtDNA	Y-DNA	kraniometrisch
LR	0,374	0,466	0,342	0,367
LDA	0,363	0,404	0,248	0,379
RF	0,324	0,262	0,193	0,321
SVM	0,369	0,366	0,233	0,335

Dargestellt sind die mittleren Misklassifikations-Raten, die sich im Rahmen der Kreuzvalidierung zur Vorhersage der Gruppen-Zugehörigkeit untersuchter Entitäten mit Hilfe der angegebenen Klassifikations-Verfahren (LR: logistische Regression, LDA: lineare Diskriminanz-Analyse, RF: *Random Forest*, SVM: *Support Vector*-Maschine) auf optimierten Kernel-Parametern ergaben.

vollständigen Datensatz (exklusive redundanter und invariabler Dimensionen; es wurden lediglich informative Hauptkomponenten verwendet) sind die mittleren Misklassifikations-Raten mit Ausnahme der mitochondrialen SNPs zudem geringer als für die Diskriminanz-Analyse auf die ersten  $m$  Hauptkomponenten im Rahmen der DAPC (autosomal: 0,324 vs. 0,491; mtDNA: 0,262 vs. 0,254; Y-chromosomale SNPs: 0,193 vs. 0,207; kraniometrische Daten: 0,321 vs. 0,515).

Die relativen Anteile der im Rahmen der *Random Forest*-Klassifikation auf die genetischen und kraniometrischen Daten geschätzten Gruppen-Zugehörigkeiten innerhalb jeder Gruppe sind in Abb. 13 dargestellt. Die genetischen Marker (Abb. 13a – c) zeigen dabei tendenziell den größten Klassifikations-Anteil für die tatsächliche, wahre Gruppe, die sie repräsentieren. Dieses Verhalten führt zur Ausbildung einer Diagonalen in den o. a. Teil-Abbildungen, welche sich jedoch nicht für die morphologischen Daten (Abb. 13d) zeigt. Zusätzlich läßt sich über alle Klassifikations-Ergebnisse erkennen, daß die Zuordnung der kontinentalasiatischen Entitäten zum kontinentalasiatischen Cluster nur sehr gering ist. Die untersuchten Populationen bzw. Individuen des asiatischen Kontinents wurden hingegen zum überwiegenden Teil als zu den Inseln Südost-Asiens gehörend geschätzt.

Die Klassifikations-Ergebnisse der autosomalen Daten (Abb. 13a) zeigen – neben dem zuvor erwähnten generellen Muster – eine geringe Affinität der Ost-Indonesier zu den Einwohnern der Inseln Südost-Asiens (restliches Indonesien, Philippinen und Taiwan). Besonders gut läßt sich für diesen Datensatz auch die Affinität der neuguineanischen Gruppen (West-, Zentral- und Südost-Neuguinea sowie Melanesien, zu welchem das geographisch zu Neuguinea gehörende Bismarck-Archipel zuvor geclustert wurde) untereinander erkennen. Dies wird besonders für Südost-Neuguinea deutlich, für welches sowohl eine starke Affinität zu den Nachbar-Regionen Zentral-Neuguinea als auch Melanesien deutlich wird. Ost-Mikronesien wurde im Rahmen der Kernel-Analyse als vollständig zu den Inseln Südost-Asiens zugehörig



**Abb. 13: Graphische Repräsentation der Konfusions-Matrizen des Kernel-Verfahrens**

Dargestellt sind die relativen Häufigkeiten (vgl. Skala) der im Rahmen der *Random Forest*-Klassifikation auf Kernels geschätzten Gruppen-Zugehörigkeit (Spalten) für die einzelnen identifizierten Gruppen des Untersuchungsgebiets (Zeilen). Dabei zeigen (a) die Klassifikations-Ergebnisse der klassischen autosomalen Marker, (b) die der mitochondrialen und (c) Y-chromosomal SNPs, sowie (d) die Ergebnisse für die kranio-metrischen Dimensionen. Nicht in den Datensätzen repräsentierte Gruppen wurden ausgegraut.

identifiziert. Auch für die polynesischen Stichproben des autosomalen Datensatzes zeigt sich eine hohe Affinität zu den Inseln Südost-Asiens sowie zu Ost-Indonesien, welche sich durch eine mittlere und geringe Misklassifikation in diese Gruppen darstellt.

Verglichen mit den autosomalen Markern (Abb. 13a) bilden die Klassifikationen der Y-chromosomal SNPs und Indels (Abb. 13c) ein nahezu identisches Muster. Die einzigen Unterschiede zeigen sich dabei in den schwachen und mittleren Misklassifikationen: So zeigt sich anhand der NRY-Daten beispielsweise eine noch stärkere Assoziation zwischen West- und Zentral-Neuguinea. Beide Gruppen sowie das Ost-Indonesien-Cluster weisen zudem eine höhere gegenseitige Affinität auf. Und die polynesischen Stichproben wurden zu einem relativ geringen Anteil als melanesisch oder ostindonesisch, jedoch zu einem höheren Anteil als zu den Inseln Südost-Asiens zugehörig identifiziert. Im Gegensatz zur linearen Klassifikation mittels Diskriminanz-Analyse auf Hauptkomponenten (vgl. Abb. 12c i und 12c iii) zeigt die Kernel-Analyse eine größere Ähnlichkeit der

Y-chromosomalen mit der autosomalen Daten-inhärenten Signatur, als zur mitochondrial Identifizierten.

Konträr zu der sich – im Vergleich zum Ergebnis der DAPC – verändernden Y-chromosomalen Signatur, stellen sich die Klassifikations-Ergebnisse der mitochondrialen Daten (Abb. 13b) dar. Hier zeigen sich ähnliche Relationen der Gruppen untereinander wie im entsprechenden *Admixture*-Plot (Abb. 12c ii). Dies äußert sich zum einen in der großen Ähnlichkeit der westlichsten Gruppen, dem asiatischen Kontinent, Ost-Indonesien und den Inseln Südost-Asiens, die im Rahmen der *Random Forest*-Klassifikation auf den Kernels allesamt als zur letztgenannten Gruppe zugehörig klassifiziert wurden. Auch die untersuchten Populationen Südost-Neuguineas zeigen zu den Inseln Südost-Asiens eine mittelstarke Affinität, die ähnlich hoch wie für die tatsächliche Gruppe ist. Darüber hinaus wurde ein nicht unerheblicher Teil der südöstlichen Neuguineaner als melanesisch klassifiziert. Aber auch die restlichen neuguineanischen Gruppen-Mitglieder weisen eine gemäßigte bis hohe Affinität zu den Melanesiern auf, die – wie bereits in der DAPC – auch für die Polynesier (und ferner die West-Mikronesier) in Erscheinung tritt.

Wie bereits zu Beginn erwähnt, wurden im Rahmen der Kernel-Analyse auf den Schädel-Dimensionen (Abb. 13d) die meisten Individuen nicht ihrer kulturellen Identität entsprechenden Gruppen, denen sie angehören, geclustert. Mit Ausnahme einiger weniger West-Neuguineaner wurden alle Entitäten als Bewohner der Inseln Südost-Asiens, Melanesiens oder Polynesiens klassifiziert. Auffällig ist dabei, daß diese Gruppen mengenmäßig durch die meisten Individuen des verwendeten Datensatzes repräsentiert werden und somit die Stichprobengrößen dieser Gruppen am größten sind. Dieses Verhalten ist ein starkes Indiz dafür, daß die Kernel-Klassifikation für diesen Datensatz nicht erfolgreich war.

### 3.2 UNTERGEORDNETE GEOGRAPHISCHE MUSTER

Um neben der zuvor betrachteten Gruppierung der Entitäten in größere zusammenhängende Regionen auch die Strukturierung für geographisch höher aufgelöste Kleingruppen untersuchen zu können, erfolgte eine Einteilung anhand heutiger geopolitischer Grenzen, welche verschiedenen Inselgruppen entsprechen (Austral-Inseln, Bismarck-Archipel, Cook-Inseln, D'Entrecasteaux-Inseln, Fidschi, Föderierte Staaten von Mikronesien, Gambier-Inseln, Gesellschafts-Inseln, Großraum Samoa & Tonga, Hawaii, Hochland-Papua-Neuguinea, Indonesien, Kiribati, Marianen, Marquesas, Neukaledonien, Neuseeland, Nord-Papua-Neuguinea, Osterinsel, Palau, Philippinen, Polynesische Exklaven, Salomonen, Südost-Papua-Neuguinea, Taiwan, Tuamotu-Archipel, Vanuatu sowie West-Papua). Die Homogenität der so gebildeten Kleingruppen wurde erneut mit Hilfe des Randomisierungs-Tests

Tab. 3: Ergebnisse der Randomisierungs-Tests für Kleingruppen

Datensatz	p-Wert
Klassische genetische Marker	< 0,001 ***
HLA-A	0,424
HLA-B	< 0,001 ***
HLA-C	0,036 *
HLA-DPA <sub>1</sub>	0,229
HLA-DPB <sub>1</sub>	< 0,001 ***
HLA-DQA <sub>1</sub>	0,005 **
HLA-DQB <sub>1</sub>	< 0,001 ***
HLA-DRB <sub>1</sub>	< 0,001 ***
Mitochondriale SNPs	< 0,001 ***
Y-chromosomale SNPs	< 0,001 ***
Kraniometrische Daten	< 0,001 ***

Dargestellt sind die p-Werte der Randomisierungs-Tests, mit deren Hilfe auf signifikante Gruppen-Unterschiede und damit auf signifikante Homogenität der gebildeten Kleingruppen getestet wurde. Zur erleichterten Erfassbarkeit der Ergebnisse wurden neben den p-Werten signifikante Ergebnisse als \* ( $0,050 > p \geq 0,010$ ), \*\* ( $0,010 > p \geq 0,001$ ) und \*\*\* ( $p < 0,001$ ) dargestellt.

überprüft. Die dabei erhaltenen p-Werte sind in Tab. 3 aufgelistet. Ähnlich wie bereits beim Test auf Unterschiede der durch hierarchisches Clustern gebildeten Gruppen (vgl. Tab. 1, S. 78) wurde auch für die Kleingruppen im Randomisierungs-Test ein nicht-signifikantes Ergebnis für das *HLA-A*-Gen gefunden. Ebenso nicht signifikant verschieden und somit im Vergleich untereinander homogen scheinen die gebildeten Kleingruppen hinsichtlich der Allele des *HLA-DPA<sub>1</sub>*-Systems zu sein. Für die verbliebenen genetischen und morphometrischen Marker wurden die gebildeten Kleingruppen jedoch als in sich homogen und somit untereinander verschieden identifiziert (d. h. für diese Marker ergaben sich p-Werte, die kleiner als das Signifikanz-Niveau  $\alpha = 0,050$  waren).

Mit Hilfe dieser Einteilung in Kleingruppen wurde nun weiterhin getestet, ob sich benachbarte, aber durch eine bekannte potentielle biogeographische Grenze voneinander getrennte Populationen signifikant unterscheiden. Hierbei wurde erneut der bereits zuvor angewandte Randomisierungs-Test mit 100000 Randomisierungen verwendet. Die nachfolgend genannten p-Werte beziehen sich in der angegebenen Reihenfolge stets auf Testungen der klassischen genetischen Blutgruppen-Marker, der mitochondrialen und Y-chromosomalen SNPs sowie der kraniometrischen Dimensionen: i) Ein Vergleich der westlich und östlich der Wallace-Linie beheimateten indonesischen Entitäten ergab ein äußerst indifferentes Bild (p-Werte: < 0,001, 0,194, < 0,001, 0,184).



Während für die autosomalen und NRY-Marker auf dem Niveau von  $\alpha = 0,050$  signifikante Unterschiede detektiert wurden, indizieren der morphometrische und mtDNA-Marker keine signifikanten Unterschiede von Populationen beiderseits der Wallace-Linie. ii) Auch ein Vergleich melanesischer Entitäten an der Grenzfläche von *Near* und *Remote Oceania*, welche die frühere Ausbreitung wahrscheinlich papuanisch-sprachiger Menschen im Rahmen der ersten Migrationswelle innerhalb des Süd-Pazifiks darstellt, läßt hinsichtlich der Gesamtheit der untersuchten biologischen Marker keinen eindeutigen Rückschluß zu (p-Werte:  $< 0,001$ ,  $0,205$ ,  $0,200$ ,  $0,028$ ). Somit zeigten lediglich die autosomalen und kраниometrischen Daten signifikante Unterschiede. iii) Sehr ähnlich verhält es sich mit den salomonischen Stellvertretern beiderseits der linguistischen Tryon-Hackman-Linie (p-Werte:  $0,087$ ,  $0,354$ ,  $0,498$  und  $0,019$ ). Im Vergleich der Ergebnisse der der Tryon-Hackman-Linie geographisch nahe liegenden Grenze zwischen *Near* und *Remote Oceania*, indiziert lediglich der p-Wert für die kраниometrischen Marker mögliche signifikante Unterschiede zwischen den untersuchten Stichproben. Der p-Wert der autosomalen Marker ist mit  $0,087$  zwar (im Vergleich zum zuvor festgelegten Signifikanz-Niveau von  $\alpha = 0,050$ ) nicht signifikant, weist jedoch auf eine Tendenz zu möglichen Unterschieden hin. iv) Zuletzt erfolgte ein Vergleich der Vertreter der zuvor durch hierarchische Cluster-Bildung identifizierten Gruppe Ost-Indonesien mit den benachbarten westlichen Indonesiern einerseits und östlich von ihnen beheimateten Nachbarn West-Neuguineas andererseits. Während ein Vergleich mit den westlichen Indonesiern lediglich für die Y-chromosomalen Daten signifikante Ergebnisse lieferte (NA,  $0,118$ ,  $< 0,001$ ,  $0,316$ ), konnten beim Vergleich der Ost-Indonesier mit den West-Papuanern auf dem Level  $\alpha = 0,050$  ausschließlich signifikante Unterschiede beobachtet werden (p-Werte:  $0,023$ ,  $< 0,001$ ,  $< 0,001$ ,  $0,015$ ).

Die bei diesem Vergleich erhaltenen Ergebnisse konnten teilweise auch durch die Identifikation möglicher Migrations-Barrieren mit Hilfe des Monmonier-Algorithmuses bestätigt werden, welcher innerhalb des Untersuchungsgebiets für die zuvor verwendeten Datensätze den zusammenhängenden geographischen Bereich identifiziert, in dem die benachbarten Stichproben die größten Marker-Differenzen aufweisen. Die so identifizierten potentiellen Barrieren wurden in Abb. 12a (S. 76) mit eingezeichnet, wobei die autosomalen, mitochondrialen, Y-chromosomalen Datensätze und Schädel-Dimensionen mit abnehmendem Kontrast dargestellt wurden. Die größten Differenzen des autosomalen Datensatzes wurden dabei im Kontaktbereich zwischen Melanesien und Polynesien einerseits sowie zwischen den nördlichen Stichproben des ostindonesischen Clusters und den benachbarten indonesischen Populationen andererseits gefunden. Im Gegensatz dazu trennt die für die mitochondrialen SNPs identifizierte größte Divergenz benachbarter Entitäten die papuanisch-sprachigen von den

austronesisch-sprachigen Populationen des Bismarck-Archipels sowie die zentral- und südostneuguineanischen Stellvertreter von den Insel-Melanesiern. Die stärkste potentielle Migrations-Barriere, die anhand der NRY-SNPs nachgewiesen werden kann, schottet die Stellvertreter Ost-Indonesiens von den benachbarten indonesischen und philippinischen Inseln ab. Dieser Befund steht im Einklang mit dem im vorangegangenen Abschnitt behandelten Randomisierungs-Test, welcher zwischen diesen Populationen (Ost-Indonesiens und des verbliebenen indonesischen Bereichs der Inseln Südost-Asiens) hochsignifikante Unterschiede inferierte. Die identifizierte Linie verlängert sich darüber hinaus östlich der nördlichen Inseln Südost-Asiens (Philippinen und Taiwan), wo sie diese Regionen gegenüber Neuguinea abschirmt. Mit Hilfe der kranio-metrischen Daten wurden die größten Differenzen benachbarter Deme hingegen zwischen den mikronesischen und neuguineanischen Repräsentanten gefunden. Diese mögliche Migrations-Barriere verlängert sich jedoch über das Bismarck-Archipel hinaus und teilt die Salomonen etwa dort, wo die Tryon-Hackman-Linie verläuft. Solche signifikanten Unterschiede zwischen den Stellvertretern beiderseits dieser linguistischen Grenze wurden auch im Rahmen des Randomisierungs-Tests für die morphometrischen Dimensionen beobachtet.

Aufgrund der weitestgehend, d. h. über die meisten getesteten Datensätze erhaltenen, signifikanten Kleingruppen-Einteilung, wurden zur weiteren Aufklärung der biologischen Struktur des Pazifiks phylogenetische Bäume mit Hilfe des *Neighbor-Joining*-Algorithmus abgeleitet. Da für die *HLA*-Gene im Vergleich zu den anderen Markern nur relativ wenige Stichproben (und häufig gar keine) für die untersuchten geographischen Kleingruppen vorliegen, erfolgte die Berechnung der Bäume lediglich auf Grundlage der klassischen autosomalen, mitochondrialen, Y-chromosomal und kranio-metrischen Daten.

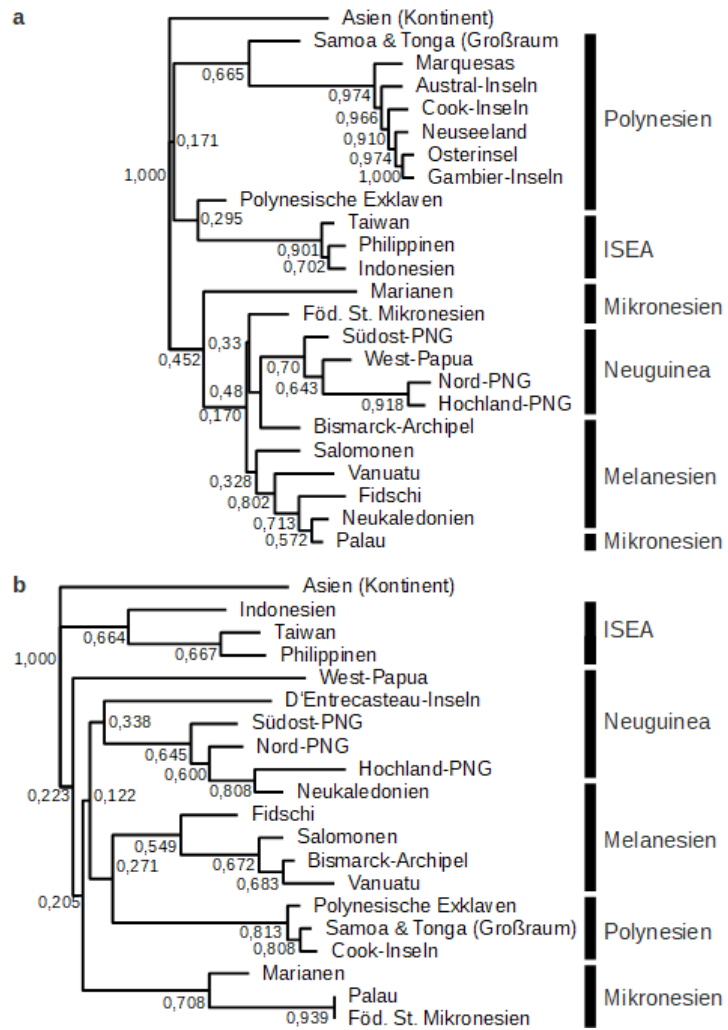
Diese dabei entstandenen azyklischen und zur besseren Darstellung bei den kontinentalasiatischen Entitäten gewurzelten Bäume sind in Abb. 14 dargestellt. Sie zeigen generell, daß sich die gebildeten Untergruppen über alle Datensätze hinweg weitestgehend zu übergeordneten geographischen Clustern vereinen (vgl. Beschriftungen rechts neben den Terminalnodien). Lediglich im *Neighbor-Joining*-Baum für die autosomalen Daten (Abb. 14a) wurde ein mikronesischer Vertreter, Palau, nicht nahe der anderen mikronesischen Stellvertreter sondern innerhalb der inselmelanesischen Entitäten eingruppiert. Eine weitere Beobachtung mit (im Hinblick auf die rekonstruierten Graphen) genereller Gültigkeit ist die, daß die geographisch innerhalb Mikronesiens und Melanesiens liegenden polynesischen Exklaven entweder direkt mit den Polynesiern geclustert wurden oder in deren direkter Nachbarschaft anzutreffen sind (vgl. Abb. 14a – c für die autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomal Daten). Ebenso

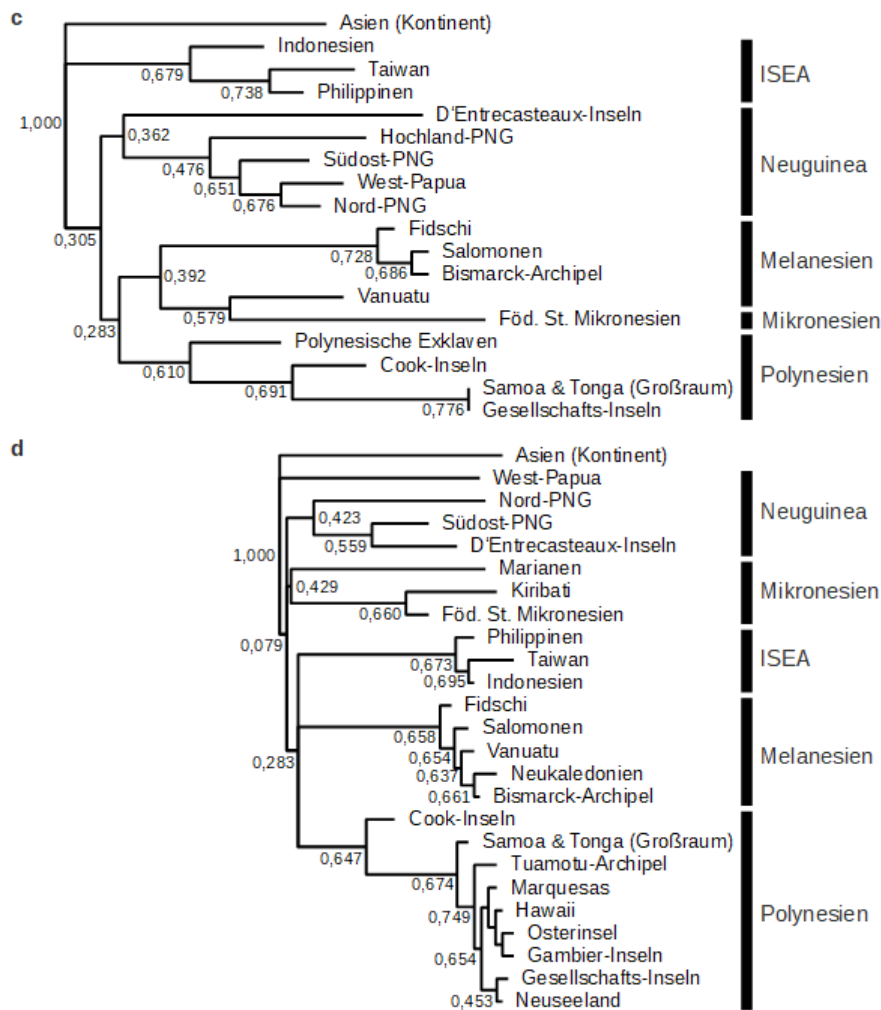
wie in den Hauptkomponenten- und *Admixture*-Plots (vgl. Abb. 12b – c, S. 76 – 77) oder der Kernel-Analyse (Abb. 13, S. 82) zeigen auch die phylogenetischen Bäume eine hohe Affinität der Bewohner des asiatischen Kontinents und der Inseln Südost-Asiens (ISEA), die durch die Ausbildung einer phyletischen Nachbarschaft in allen Bäumen (und damit über alle Datensätze hinweg) zum Ausdruck kommt. Die relativen Bootstrap-Werte, die im Mittel moderat bis hoch (max. 1.000) sind, unterstützen zudem durch die Anzeige relativ sicherer Splits die vorgefundene Einteilung in größere geographische Cluster.

Der größte Unterschied zwischen den Bäumen besteht in der Position des Polynesien-Clusters. Während die Polynesier anhand autosomaler Daten in derselben Bifurkation als direkte Nachbarn der Entitäten der Inseln Südost-Asiens in Erscheinung treten (Abb. 14a) und topologisch weit von den papuanischen Repräsentanten Neuguineas entfernt sind, bilden sie (die polynesischen Kleingruppen) im mitochondrialen (Abb. 14b) und NRY-SNP/Indel-basierten Baum (Abb. 14c) ein Cluster mit den inselmelanesischen operationalen taxonomischen Einheiten (*operational taxonomic units*, OTUs; Felsenstein 2003) des Baums. Zusammen mit den Melanesiern bilden die Polynesier so einen Teilbereich des Baumes, der direkt mit den benachbarten papuanischen OTUs verbunden ist. Diese Nähe zu den Bewohnern Neuguineas und eine weitere topologische Entfernung zu den Vertretern der Inseln Südost-Asiens deutet auf eine größere Ähnlichkeit und möglicherweise nahe Verwandtschaft der Polynesier mit den Papuanern hin. Einen solchen Rückschluß lassen die kranio-metrischen Daten (Abb. 14d) – ähnlich wie die autosomalen Marker – jedoch nicht zu. Hier stellen die Individuen Neuguineas ein von den polynesischen OTUs topologisch weiter entferntes Cluster dar. Die Polynesier bilden hingegen zusammen mit den melanesischen Stellvertretern und den Bewohnern der Inseln Südost-Asiens eine eigene Trifurkation im Baum.

### 3.3 SPRACHLICHE STRATIFIZIERUNG

Aus der Verteilung der beiden pazifischen Sprachgruppen, den nicht-austronesischen oder Papua-Sprachen, die größtenteils innerhalb Neuguineas sowie teilweise in den umliegenden Regionen (Bismarck-Archipel, Ost-Indonesien und Salomonen) gesprochen werden, und den austronesischen Sprachen (sie verteilen sich westlich, nördlich und östlich um Neuguinea herum) (vgl. Abb. 2, S. 10), wird häufig geschlossen, daß die Austronesier *Remote Oceania* besiedelten. Dies würde im Umkehrschluß bedeuten, daß die Austronesier näher miteinander als mit Papuanern verwandt sind und somit ähnlicher sein könnten. Um dies zu testen, wurde mit Hilfe von Randomisierungstests auf signifikante biologische Unterschiede zwischen Vertretern beider Sprachgruppen auf globaler Ebene (d. h. über das gesamte





**Abb. 14: Abgeleitete phylogenetische Bäume**

Die mit Hilfe der klassischen, autosomalen Marker (a), mitochondrialen SNP-Häufigkeiten (b), Y-chromosomalen Haplogruppen-definierenden SNP/Indel-Häufigkeiten (c) und kraniometrischen Dimensionen (d) geschätzten phylogenetischen Graphen wurden nach dem *Neighbor-Joining*-Verfahren konstruiert und bei den kontinentalasiatischen Vertretern gewurzelt. Die darüber hinaus an den Astgabelungen wiedergegebenen Zahlen stellen relative Bootstrap-Ergebnisse (bei 100000 Wiederholungen) dar. Aus Platzgründen wurden einige der berechneten Bootstrap-Werte für das polynesische Cluster der kraniometrischen Daten (d) nicht dargestellt (sie betrugen von oben nach unten 0,654, 0,702 und 0,673). Je größer (näher bei 1,000) die Bootstrap-Werte sind, umso stärker ist die Unterstützung der Daten für die betreffende Furkation und umso häufiger wurde die betrachtete topologische Struktur aus den Bootstrap-Daten geschlossen. Darüber hinaus wurden die Terminalnoden (syn. operationale taxonomische Einheiten) entsprechend ihrer Einordnung im Baum zu übergeordneten geographischen Gruppen zusammengefaßt.

Untersuchungsgebiet hinweg) einerseits sowie innerhalb der geographischen Regionen andererseits getestet, in denen Vertreter beider Sprachgruppen nebeneinander leben. Die erhaltenen p-Werte dieser Testungen bei 100000 Randomisierungen sind in Tab. 4 aufgeführt.

Über das gesamte Untersuchungsgebiet hinweg scheinen sich die Datensätze mehrheitlich zwischen Vertretern der austronesischen und der nicht-austronesischen Sprachen signifikant voneinander zu unterscheiden (vgl. erste Spalte in Tab. 4). Lediglich für den mitochondrialen Datensatz sowie die HLA-Gene *A*, *C* und *DQB1* konnten bei p-Werten über dem Signifikanz-Niveau  $\alpha = 0,050$  keine Indizien für genetische Unterschiede zwischen den Vertretern beider Sprachgruppen gefunden werden. Auch wenn das Klasse I-Gen *HLA-B* bei einem p-Wert von 0,054 über dem zuvor genannten Signifikanz-Level liegt, deutet sich hier jedoch die Tendenz zu einem beobachtbaren genetischen Unterschied der Sprachgruppen-Repräsentanten an.

Aufgrund nicht in den verwendeten Datensätzen enthaltener Repräsentanten der weiterhin untersuchten geographischen Kleingruppen oder aber fehlender Vertreter beider Sprachgruppen, konnten für einige Datensätze keine Randomisierungs-Tests durchgeführt werden. Die entsprechenden Zellen in Tab. 4 wurden zur Kennzeichnung dieser unmöglichen Testungen mit dem Wert NA (*not available*) belegt. Beispielsweise boten innerhalb der ostindonesischen Gruppen lediglich die kraniometrischen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Datensätze eine genügende Anzahl an Entitäten für den Randomisierungs-Test. Dabei zeigten lediglich die Schädel-Dimensionen hoch signifikante Unterschiede zwischen Austronesiern und Papuanern innerhalb Ost-Indonesiens. Für die geschlechtsspezifischen Marker (mtDNA- und NRY-SNPs) konnten hingegen keine signifikanten genetischen Unterschiede auf Grundlage des Stellvertreter-Kollektivs nachgewiesen werden. Ebenso nicht-signifikante biologische Unterschiede wurden für die austronesischen und papuanischen Stichproben West-Neuguineas, Südost-Neuguineas und der Salomonen (Spalten 3, 5 und 7 in Tab. 4) vorgefunden. Auch innerhalb des Bismarck-Archipels (Tab. 6, Spalte 5) zeigen sich größtenteils (bis auf den kraniometrischen Datensatz) keine signifikanten Unterschiede.

Lediglich innerhalb Zentral-Neuguineas zeigt sich ein stark zweigeteiltes Bild: Dort wurden für fünf der zehn testbaren Datensätze, nämlich die klassischen genetischen Marker, HLA-DPB1, HLA-DQB1 sowie für die Y-chromosomalen und kraniometrischen Daten, signifikante Ergebnisse ( $p < 0,050$ ) identifiziert. Für die verbliebenen fünf Datensätze konnten jedoch keine signifikanten Unterschiede zwischen den austronesisch- und nicht austronesisch-sprachigen Entitäten inferiert werden – lediglich eine Tendenz zur Unterscheidung anhand der mitochondrialen Daten.



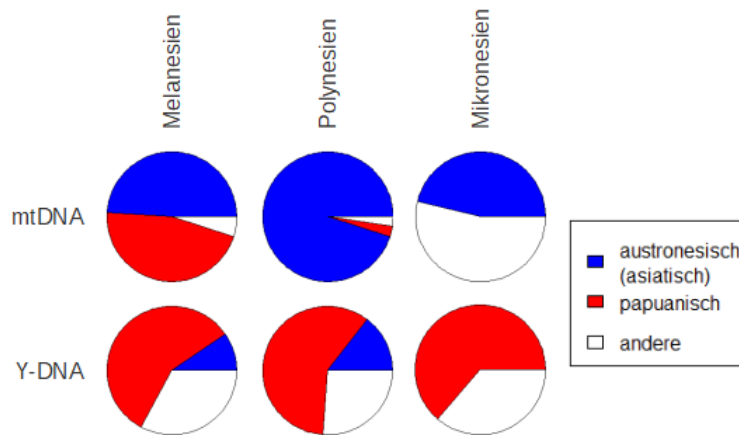
### 3.4 ANTEILE ASIATISCHER UND PAPUANISCHER HAPLOGRUPPEN INNERHALB REMOTE OCEANIAS

Ein Vergleich der Anteile Asien- und Neuguinea-spezifischer mitochondrialer und Y-chromosomaler Haplogruppen gab Auskunft über die Verbreitung austronesischer bzw. papuanischer Marker-Varianten innerhalb *Remote Oceanias*. Unter den mtDNA-Haplogruppen befanden sich innerhalb der melanesischen Inseln *Remote Oceanias* insgesamt 55,221 % mit asiatischer und 41,509 % mit papuanischer Herkunft. Innerhalb des polynesischen Dreiecks verschiebt sich dieses Verhältnis stark zu Gunsten der austronesischen (asiatischen) mtDNA-Marker, die nun mit 94,939 % dominieren. Der Anteil papuanischer mtDNA-Haplogruppen beträgt hingegen innerhalb Polynesiens nur noch 2,782 %. Überraschenderweise wurden im mikronesischen Siedlungsraum nur 46,136 % austronesisch- und keine papuanisch-stämmigen Haplogruppen gefunden.

Anhand der Y-chromosomalen Haplogruppen-Häufigkeiten melanesischer Stichproben *Remote Oceanias* wurde ein asiatisch-stämmiger Haplogruppen-Anteil von 10,878 % sowie ein papuanischer Haplogruppen-Anteil von 63,515 % identifiziert. Im Vergleich zu den aus mitochondrialen Haplogruppen geschätzten Anteilen hat sich für die Y-chromosomalen Schätzer auch das Verhältnis asiatischer und papuanischer Marker-Anteile innerhalb Polynesiens verkehrt: Hier lassen sich nun lediglich 14,608 % asiatische und 59,269 % papuanische NRY-Haplogruppen ausmachen. Innerhalb Mikronesiens wurden keine spezifisch austronesischen Haplogruppen, dafür jedoch 63,636 % papuanisch-stämmige Marker gefunden. Die Anteile der drei Kulturreale (Melanesien, Polynesien, Mikronesien) innerhalb *Remote Oceanias* sind in Abb. 15 für die mitochondrialen und Y-chromosomalen Daten gegenübergestellt.

Ein Vergleich der Anteile asiatischer (genauer austronesischer) Marker mit den papuanisch-stämmigen Haplogruppen-Häufigkeiten zeigt innerhalb der Siedlungsgebiete *Remote Oceanias* eindrucksvoll die Ungleichverteilung der Herkunfts-spezifischen Marker über das Mitochondrium bzw. das Y-Chromosom: Während nach den mitochondrialen Markern die austronesischen Marker gegenüber den papuanischen Markern stets dominant sind, sind in den Y-chromosomalen Markern stets die papuanischen Marker stärker vertreten. Dies wird insbesondere innerhalb polynesischer Populationen deutlich, wo die asiatischen mtDNA-Haplogruppen beinahe fixiert sind, die asiatischen NRY-Haplogruppen jedoch nur in geringer Zahl vorkommen, aber auch innerhalb Mikronesiens, wo sich im Mitochondrium keinerlei papuanische Haplogruppen und in den Y-Chromosomen keine austronesischen Marker nachweisen lassen. Dabei ist allerdings zu beachten, daß für Mikronesien lediglich Daten für mitochondriale Haplogruppen aus dem westlichen Teil Mikronesiens (Marianen, Palau und





**Abb. 15: Anteile austronesisch- und papuanisch-stämmiger mtDNA- und Y-DNA-Haplogruppen**

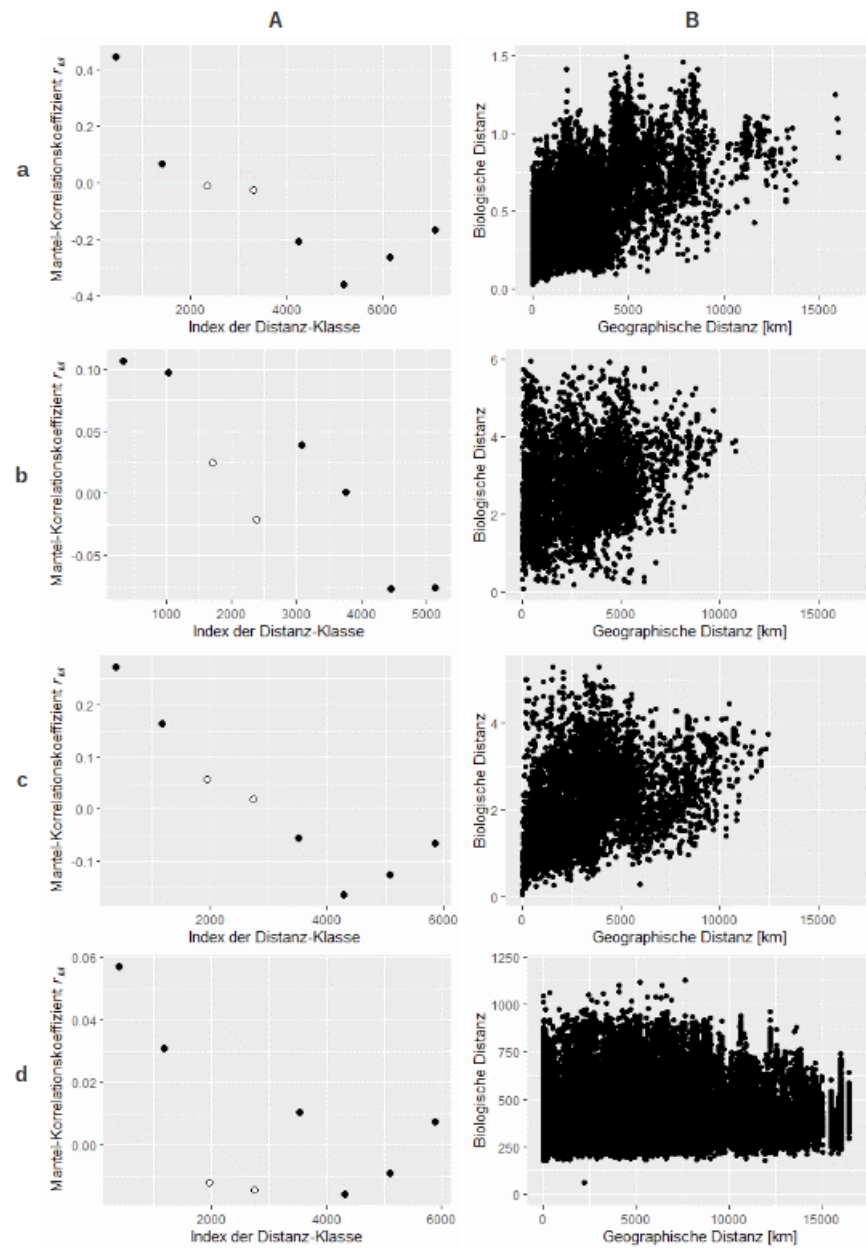
Dargestellt sind die Anteile asiatischer und papuanischer Marker, die sich im Mitochondrium und Y-Chromosomen-Pool der rezenten Melanesier *Remote Oceanias*, Polynesier und Mikronesier nachweisen lassen. Als asiatische Marker werden dabei die im Gebiet der heutigen Inseln Südost-Asiens oder der Küste Südost-Asiens entstandenen Haplogruppen bezeichnet, welche im Rahmen früherer Arbeiten als spezifische Marker der austronesischen Expansion über den gesamten Pazifik-Raum (exklusive des Inneren der Insel Neuguinea) identifiziert wurden.

Yap-Inseln) und für die Y-chromosomalen Haplogruppen ausschließlich eine ostmikronesische Stichprobe (von den Marshall-Inseln) zur Verfügung standen.

### 3.5 GENERELLE MIGRATIONS-DYNAMIK

In Abb. 16B sind in Streudiagrammen die Zusammenhänge zwischen den paarweisen biologischen und geodätischen Distanzen für die untersuchten Stichproben (genetische Daten; Abb. 16a – c) und Individuen (kranimetrische Daten; Abb. 16d) dargestellt. Die Graphen für die autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Datensätze deuten dabei an, daß die biologischen Unterschiede mit zunehmender geographischer Distanz in der Tendenz größer werden. Für die individuellen kranimetrischen Distanzen ist ein solcher Zusammenhang aufgrund der verhältnismäßig großen Variabilität nicht eindeutig erkennbar.

In den Mantel-Korrelogrammen (Abb. 16A) bilden die signifikanten Korrelationskoeffizienten  $r_M$  für alle Datensätze in der Tendenz mit zunehmender Distanz-Klasse eine absteigende Reihenfolge. Dieses Muster indiziert einen signifikant positiven Zusammenhang zwischen den paarweisen geographischen und biologischen Distanzen. Lediglich die  $r_M$ -Werte der letzten beiden Distanz-Klassen für die autosomalen, mitochondrialen und kranimetrischen Daten bilden Ausnahmen dieser Tendenz, indem hier die Korrelationskoeffizienten wieder ansteigen. Dieser Anstieg ist jedoch in keinem Fall besonders stark ausgeprägt,



**Abb. 16: Zusammenhang zwischen biologischer und geographischer Distanz**

**A:** Mantel-Korrelogramme, welche die für verschiedene geographische Distanz-Klassen (Abszisse) im Mantel-Test erhaltenen Mantel-Korrelationskoeffizienten  $r_M$  (Ordinate) darstellen. Die ausgefüllten, schwarzen Kreise repräsentieren dabei von 0 signifikant verschiedene Mantel-Korrelationskoeffizienten. Die nicht-ausgefüllten, weißen Kreise stellen hingegen nicht-signifikante Koeffizienten  $r_M$  dar. **B:** Streudiagramme, welche den Zusammenhang zwischen der paarweisen geographischen (Abszisse) mit der paarweisen biologischen Distanz (Ordinate) zeigen. Die Mantel-Korrelogramme und Streudiagramme wurden dabei für die klassischen genetischen Blutgruppen-Marker (a), die mtDNA-SNPs/Indels (b), die Y-chromosomalen Daten (c) sowie die kranio-metrischen Dimensionen (d) dargestellt.

so daß die generelle, abnehmende Tendenz weiterhin besteht. Aufgrund der absteigenden  $r_M$ -Werte in den Mantel-Korrelogrammen kann (nach Borcard & Legendre 2012) somit auf einen signifikanten positiven Zusammenhang zwischen der paarweisen biologischen und geodätischen Distanzen für alle Datensätze (und damit Isolation durch geographische Entfernung) geschlossen werden.



## ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE UND DISKUSSION

---

### 4.1 BIOLOGISCHE STRUKTURIERUNG DES SÜD-PAZIFIKS

#### 4.1.1 Übergeordnete Strukturen

Im Rahmen des ersten Teils dieser Arbeit erfolgte mit Hilfe des *Complete Linkage*-Verfahrens eine Clusterung der autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Teil-Datensätze, wobei die Anzahl der dabei entstehenden optimalen Gruppen mit Hilfe des Silhouetten-Verfahrens bestimmt wurde (vgl. Abb. 11, S. 74). Die in Überblendung über alle drei Datensätze zusammenhängende geographische Regionen mit weitestgehend homogenen Cluster-Zugehörigkeiten bildenden Teilgebiete des Untersuchungsgebiets wurden zur weiteren Unterteilung als biologisch ähnliche Gruppen interpretiert (Abb. 12a, S. 76), deren Homogenitäten im Rahmen von Randomisierungs-Tests überprüft wurden (Tab. 1, S. 78). Die Randomisierungs-Tests ergaben dabei, daß die so identifizierte Einteilung weitestgehend homogene Gruppen hervorbrachte. Lediglich für die Stichproben der HLA-Gene *A*, *C* und *DPB1* lieferte diese Gruppierung keine signifikant homogenen Cluster als eine zufällige Zusammenstellung der Gruppen. (Allerdings weisen in den Tests die Gene *HLA-C* sowie *HLA-DRB1* Tendenzen zu einer homogenen Gruppenbildung auf, weshalb die geschlußfolgerte Untergliederung des Untersuchungsgebiets in geographisch zusammenhängende Regionen beibehalten wurde.) Zur weiteren Untersuchung der Relationen zwischen diesen Gruppen wurden verschiedene Verfahren angewandt: Zum Einen wurden im Rahmen einer Diskriminanz-Analyse auf den Hauptkomponenten der ursprünglichen Datensätze (DAPC) Wahrscheinlichkeiten für die Zugehörigkeit jeder Stichprobe bzw. jedes Individuums zu einer dieser zuvor durch die Cluster-Analyse gebildeten Gruppen geschätzt. Die dabei für die einzelnen vier Datensätze (autosomale, mitochondriale, Y-chromosomale und kranio-metrische Daten) gefundenen Misklassifikations-Raten waren deutlich geringer als dies bei zufälliger Zuordnung der Entitäten zu den Gruppen erwartbar wäre. Daraus läßt sich ersehen, daß die untersuchten Bewohner verschiedener pazifischer Regionen biologisch voneinander unterscheidbare Eigenschaften aufweisen. Während die Misklassifikations-Fehler auf Grundlage der mtDNA- und Y-DNA-Daten am geringsten waren, zeigte sich für die kranio-metrischen Daten die größte Misklassifikations-Rate. Dies könnte dem Umstand geschuldet sein, daß der letztgenannte Da-

tensatz Charakteristika einzelner Individuen beinhaltet und – nicht wie das bei den genetischen Datensätzen der Fall ist – bereits über mehrere Individuen im Einzugsgebiet der untersuchten Stichproben gemittelte Populations-Charakteristika verwendet wurden. (Die erwartete individuelle Abweichung eines Merkmals vom wahren Mittelwert kann tendenziell größer als die Abweichung eines Stichproben-Mittelwerts vom Mittelwert der Population sein.) Die im Rahmen der DAPC geschätzten (posterioren) Wahrscheinlichkeiten für die Zugehörigkeit zu einer der angenommenen homogenen Gruppen wurden schließlich in Form von *Admixture*-Plots visualisiert (Abb. 12c, S. 77). Darüber hinaus wurde auch die Gegenüberstellung der Werte der Diskriminanz-Funktionen auf den ersten beiden Hauptkomponenten in Form von Hauptkomponenten-Plots interpretiert, um weitere Rückschlüsse auf biologische Ähnlichkeiten und Unterschiede zwischen den zuvor definierten pazifischen Gruppen zu diskutieren (Abb. 12b, S. 76). Zusätzlich wurde die Zugehörigkeit der untersuchten Populations-Stichproben und Individuen auch mit Hilfe verschiedener weiterer Diskriminations-Verfahren (logistische Regression, lineare Diskriminanz-Analyse, *Random Forest*- und *Support Vector*-Maschinen-Klassifikation) auf den mit Hilfe von Kernels um höhere Dimensionen erweiterten Datensätzen geschätzt. Dabei zeigte sich, daß über alle Datensätze hinweg die *Random Forest*-Klassifikationen die höchsten Klassifikations-Raten für die wahre Gruppen-Zugehörigkeiten lieferten (vgl. Tab. 2, S. 81). Aus diesem Grund wurden die Konfusions-Matrizen der *Random Forest*-Klassifikations-Ergebnisse (vgl. Abb. 13, S. 82) zur weiteren Interpretation diskutiert. Leider wurden die Individuen des kranio-metrischen Datensatzes weitgehend fehlerhaft, nämlich als Repräsentanten der Gruppen „Inseln Südost-Asiens“, „Melanesien“ und „Polynesien“, klassifiziert. Diese Gruppen stellen dabei die von der Stichprobengröße her größten Gruppen des Untersuchungsgebiets dar. Daher mag der Grund für die Zuordnung zu diesen Gruppen eine Fehl- bzw. Über-Anpassung der Daten sein, so daß eine Zuweisung zu einer dieser drei Gruppen im Mittel geringere Misklassifikations-Fehler generiert als eine andere Schätzung der wahren Gruppen-Zugehörigkeit. Die in Abb. 13d dargestellten kranio-metrischen Klassifikations-Raten wurden aus diesem Grunde nicht weiter interpretiert.

Bereits die geographische Verteilung der auf autosomalen Daten basierenden Cluster-Zugehörigkeiten, die mit Hilfe des *Complete Linkage*-Verfahrens gefunden wurden, zeigt durch Zuordnung der polynesischen Stichproben zu denen der Inseln Südost-Asiens bzw. Kontinental-Asiens eine starke Assoziation dieser geographisch weit entfernten Gruppen zueinander an. Die enge Beziehung der asiatisch geprägten Stichproben mit denen Polynesiens wird auch durch den Hauptkomponenten-Plot gestützt, wobei hier die auf der ersten Hauptkomponente basierende Diskriminanz-Funktion die Stellvertre-

ter der zuvor genannten Regionen von denen Mikronesiens, Melanesiens und Neuguineas separiert. Die engen biologischen Beziehungen dieser östlichsten und westlichsten Regionen des Untersuchungsgebiets, welche auf ähnliche autosomale Marker-Häufigkeits-Spektren der Polynesier sowie Asien-beeinflußten Populationen (Kontinental-Asiens, der Inseln Südost-Asiens sowie Ost-Indonesiens) hindeuten und auch durch den *Admixture*-Plot sowie die Kernel-optimierten Klassifikations-Ergebnisse des *Random Forest*-Ansatzes gestützt werden, stehen scheinbar im Einklang einer Besiedlung des Süd-Pazifiks, so wie sie unter dem *Express Train*-Modell (Diamond 1988) erwartbar ist: Nach der Ausbreitung der austronesischen Kultur innerhalb der Inseln Südost-Asiens gelangten von dort aus Austronesier im Zuge einer einzigen, schnellen Migrations-Bewegung ins Bismarck-Archipel, ohne sich zuvor großflächig mit den auf Neuguinea siedelnden Papuanern durchmischt zu haben. Diese *Express Train*-Migranten begannen nach kurzem Aufenthalt im Bismarck-Archipel die Inseln *Remote Oceanias* bis hin nach Samoa und Tonga zu besiedeln. Nach dieser Initial-Besiedlung der ersten polynesischen Inseln (Tonga und Samoa) konnten sich von dort aus die Menschen mit weitestgehend asiatischen autosomalen Merkmalen über Zentral- nach West-Polynesien ausbreiten, so daß dort ebenso asiatisch geprägte Populationen auffindbar sind. Daß die im Zuge der Kolonisierung *Remote Oceanias* ebenso kolonisierten melanesischen Inseln (Fidschi, Neukaledonien, salomonische Santa Cruz- und Reef-Inseln, Vanuatu) heute autosomal jedoch weitestgehend papuanisch erscheinen, könnte durch eine sekundäre Überlagerung der asiatischen Marker-Spektren durch anschließenden verstärkten Genfluß aus dem papuanischen Einflußgebiet *Near Oceanias* erklärbar sein. Die Idee eines solchen sekundären Genflusses wird beispielsweise auch (zumindest teilweise) durch die Befunde von Lum et al. (2002) oder Skoglund et al. (2016) gestützt. Darüber hinaus zeigt sich die hier gefundene Identifikation starker autosomaler Assoziationen der Polynesier mit den Bewohnern der kontinentalasiatisch geprägten Regionen des pazifischen Siedlungsraums im perfekten Einklang mit Schlußfolgerungen früherer Arbeiten (z. B. Kayser et al. 2008b, Parks et al. 2017, Wollstein et al. 2010). Aber auch die autosomal identifizierte Assoziation etlicher west- und ostmikronesischer Stichproben mit den melanesisch-papuanischen Entitäten einerseits und den Vertretern der Inseln Südost-Asiens andererseits (vgl. Abb. 11a, S. 74, sowie i in Abb. 12b, S. 76, und Abb. 12c, S. 77) wird durch die archäologischen und genetischen Befunde von Friedlaender et al. (2008), Hung et al. (2011), Lum et al. (2002) und Stone (2020) gestützt.

Die zur Diskussion der kranio-metrischen Daten zur Verfügung stehenden Visualisierungen der Diskriminations- und Ordinations-Verfahren (iv im Hauptkomponenten-Plot, Abb. 12b, S. 76, und *Admixture*-Plot, Abb. 12c, S. 77) liefern weitestgehend semantisch identische Schlußfolgerungen wie die Analyse der autosomalen Daten. Somit

zeigt sich auch morphologisch eine große Ähnlichkeit neuguineanischer und inselmelanesischer Individuen, von denen sich sowohl die Polynesier als auch die Einwohner Kontinental-Asiens und ISEAs gut abgrenzen lassen. Während im autosomalen Datensatz jedoch eine starke Vergesellschaftung der letztgenannten Gruppen erkennbar war, ist diese nun lediglich marginal (z. B. durch geringe Überlappung der Punktwolken in den Hauptkomponenten-Plots) erkennbar. Vielmehr zeigen nun die Polynesier eine deutlich stärkere Vergesellschaftung mit den Bewohnern der benachbarten Inseln Melanesiens. Dieser Befund steht einerseits im Einklang mit der Hauptkomponenten-Analyse von Buck & Viðarsdóttir (2012, vgl. Abb. 3), widerspricht jedoch den von diesen Autoren oder Pietrusewsky (2008) dargestellten phylogenetischen Graphen. Da die im Rahmen der vorliegenden Arbeit durchgeführte Diskriminanz-Analyse dennoch jeweils ein polynesisches und inselmelanesisches Individuum vollständig sowie weitere Individuen als teilweise zu ISEA angehörig determinierte, könnte dies als (wenn auch schwaches) Indiz für die Besiedlung *Remote Oceanias* im Zuge einer *Express Train*-Migration angesehen werden. Die vorliegenden kranio-metrischen Daten lassen (nach Maßgabe der bislang betrachteten Verfahren) aber auch die Argumentation einer langsamen Besiedlung *Remote Oceanias* durch initial aus dem asiatischen Umfeld stammende Austronesier zu, die sich auf ihrem Weg bereits stark mit den papuanischen Melanesiern der Migrations-Umgebung vermischt hatten und somit bereits als asiatisch-papuanische Hybride die ersten bis dahin noch unbesiedelten Inseln des Süd-Pazifiks kolonisierten (*Slow Boat*-Theorie, Oppenheimer & Richards 2001). Ähnlich wie bei den autosomalen Markern lassen die untersuchten mikronesischen Individuen durch ihre zentrale Lage zwischen den Polynesiern, ISEA-Bewohnern bzw. Südost-Asiaten und Melanesiern/Neuguineanern im Hauptkomponenten-Plot stärkere Beziehungen zu den drei zuvor genannten Gruppen vermuten (vgl. Hanihara 1993, Hung et al. 2011, Lum et al. 2002, Pietrusewsky 1990 und Stone 2020).

Konträr zu den Befunden der autosomalen Daten stellen sich hingegen die Ergebnisse der Analysen der mitochondrialen Daten dar. Im Rahmen des *Complete Linkage*-Cluster-Verfahrens wurden auch hier – wie für die autosomalen Daten – zwei bedeutsame Cluster identifiziert (vgl. Abb. 11b, S. 74). Einer der beiden erstreckt sich ebenso über die kontinentalasiatischen Stichproben und Entitäten der Inseln Südost-Asiens. Allerdings werden nun auch größere Teile der westmikronesischen Inseln (Palau, Yap und ein paar der untersuchten Kohorten der Nördlichen Marinen) sowie der politisch zu Indonesien gehörende westliche Teil Neuguineas diesem Cluster zugeordnet. Das zweite Cluster umfaßt stattdessen die restlichen Siedlungsräume des Untersuchungsgebiets (im Wesentlichen Papua-Neuguinea, die Inseln Melanesiens und Polynesiens sowie ein paar der südöstlichen mikronesischen Stichproben). Dieses ge-



nerelle Muster der stärkeren Affinitäten beprobter Populationen der beiden mtDNA-Cluster-Gruppen untereinander wird auch durch die Darstellung der Werte der ersten beiden Diskriminanz-Funktionen (Hauptkomponenten-Plot, Abb. 12b iii, S. 76) sowie die graphische Darstellung der geschätzten posterioren Wahrscheinlichkeiten für die Gruppierung der einzelnen Entitäten (Abb. 12c iii, S. 77) gestützt. Aber auch die Interpretation der relativen Misklassifikations-Raten der Kernel-getuneten *Random Forest*-Diskrimination (S. 13b, S. 82) weisen beispielsweise durch Zuordnung der wahren Identitäten zur eigenen sowie zur melanesischen Gruppe auf eine verstärkte Assoziation der papuanischen und polynesischen Stichproben mit den Entitäten Melanesiens hin. Anders als dies die entsprechende geographische Cluster-Verteilung jedoch impliziert, zeigen die untersuchten Populationen West-Mikronesiens und -Neuguineas in den drei verwendeten Diskriminations- und Ordinations-Verfahren eher eine größere Ähnlichkeit mit dem melanesisch-neuguineanisch-polynesischen Cluster als mit den asiatisch beeinflussten Gruppen (ISEA, Kontinental-Asien, Ost-Indonesien). Dies wird beispielsweise durch die größeren relativen Misklassifikations-Fehler für die Zuteilung der westmikronesischen und -neuguineanischen Stichproben zur melanesischen Gruppe als zu der ISEAs suggeriert. Da die Misklassifikations-Raten i. d. R. umso größer werden, je ähnlicher zwei betrachtete Gruppen sind, können verstärkte Misklassifikations-Fehler als Indizien für eine stärkere biologische Beziehung dieser Entitäten zueinander interpretiert werden, die – aufgrund eines Genflusses – zur Homogenisierung der betrachteten Marker-Spektren beider Gruppen führte. Die hier für die mitochondrialen Daten beobachteten Befunde (stärkere Affinitäten der Bewohner *Remote Oceanias* mit den Papuanern Neuguineas einerseits vs. asiatisch geprägte Populationen des asiatischen Festlands sowie der Inseln Südost-Asiens andererseits) bilden einen Konsens mit den Ergebnissen ordinatorischer und diskriminatorischer Verfahren (multidimensionale Skalierung, Hauptkomponenten-Analyse, Cluster-Verfahren) anderer Autoren (z. B. Friedlaender 2007, Kayser 2006, 2008a, Mona et al. 2009, etc.). Aufgrund der starken Assoziation der polynesischen und mikronesischen Entitäten zu den papuanisch-sprachigen Neuguineanern könnte dies als Beleg für eine langsame Immigration der frühen, ursprünglich asiatisch-stämmigen Proto-*Remote Oceanier* entlang der Küste Neuguineas gelten, wobei sich die Immigranten auf ihrem Weg stark mit den Papuanern durchmischten und so bereits in *Near Oceania* als Hybride (mit asiatischen und papuanischen Charakteren) anlangten. Durch ein solches *Slow Boat*-Szenario (Oppenheimer & Richards 2001) – oder gegebenenfalls auch die sekundäre Überlagerung ursprünglich asiatischer Populations-Charakteristika durch Einwanderer mit papuanisch-stämmigen Haplogruppen innerhalb Mikronesiens (vgl. Hung et al. 2011, Lum et al. 2002) – könnte die Verteilung der rezenten mitochondrialen Signaturen gut erklärbar sein.

Andererseits zeigen aDNA-Analysen der frühesten Siedler *Remote Oceanias* (Proben von mit der Lapita-Kultur assoziierten Individuen) sowie früher Polynesier (z. B. Hagelberg et al. 1999, Hagelberg & Clegg 1993, Posth et al. 2018, etc.), aus denen sich möglicherweise die rezenten Polynesier entwickelten (Friedlaender et al. 2007, Valentin 2016), daß diese Individuen-Gruppen weniger papuanische Merkmale aufwiesen als die heutigen Bewohner des polynesischen Dreiecks und der Insel-Melanesiens. Diese Befunde weisen darauf hin, daß eine zur in der *Slow Boat*-Theorie beschriebene konträre Migrations-Dynamik als alternativer Erklärungs-Ansatz denkbar ist, welcher die Initial-Besiedlung *Remote Oceanias* durch eine aus den Inseln Südost-Asiens stammende Gruppe von Kolonisten mit nahezu reinen asiatischen Charakteristika annimmt, die aufgrund ihrer zügigen Einwanderung ins Bismarck-Archipel unter Umgehung der papuanischen Küste nicht genetisch mit den Papuanern durchmischt wurde (*Express Train*-Modell; Diamond 1988). Auch die Anteile der – nach Maßgabe ihrer höchsten Abundanz in den entsprechenden Regionen – mit der austronesischen Kultur assoziierten und damit asiatisch-stämmigen und papuanisch-stämmigen mtDNA-Haplogruppen Polynesiens verweisen auf eine weitestgehend asiatische Herkunft der Polynesier (und damit auf die plausible Gültigkeit des *Express Train*-Szenarios; Kayser 2010 und Kayser et al. 2006). Anhand der Klassifikationen der vorgefundenen polynesischen mtDNA-Haplogruppen in asiatische und papuanische Polymorphismen wurde eine analoge Analyse für die im Rahmen dieses, des ersten Teils der vorliegenden Arbeit verwendeten mitochondrialen Datensätze der melanesischen, mikronesischen und polynesischen Stichproben *Remote Oceanias* wiederholt. Nach dieser Auswertung zeigen die berechneten Anteile (asiatischer, papuanischer und ihrer Herkunft nach nicht eindeutig zuordenbarer Haplogruppen; Abb. 15, S. 93) von 94,939 %, daß die überwiegende Mehrheit der innerhalb Polynesiens vorfindbaren Haplogruppen auf eine weitestgehend reine asiatische Herkunft der Polynesier hinweist. Dieser enorm große Anteil ist sogar leicht höher als der, den beispielsweise Kayser et al. (2006) im Rahmen ihrer Analyse vorfanden (93,8 %). Er ist leicht dadurch erklärbar, daß die parentale Haplogruppe B4a1a\* der mit dem Polynesischen Motiv assoziierten Haplogruppen, die innerhalb Polynesiens nahezu fixiert sind, seinen Ursprung innerhalb des südostasiatischen Festlands oder der Inseln Südost-Asiens hat (Friedlaender et al. 2007, Soares et al. 2011). Im Gegensatz zu den austronesischen mtDNA-Haplogruppen weisen die papuanischen Haplogruppen sowie solche mit unbekanntem (phylogenetischem) Entstehungsort nur einen sehr kleinen Anteil im polynesischen Mitochondriom auf. In den Stichproben der melanesischen Inseln *Remote Oceanias* konnten annähernd gleich große asiatische und papuanische Polymorphismen-Anteile identifiziert werden, wobei die ersteren im leichten Überhang vorliegen (55,221 % vs. 41,509 %). Unter der Annah-

me, daß innerhalb des pazifischen Untersuchungsgebiets Migrationen und damit Genfluß zwischen geographisch benachbarten Populationen wahrscheinlicher sind als zwischen weit entfernten, könnten die asiatisch-papuanisch-ancestralen Anteile in den rezenten Bewohnern Melanesiens leicht durch Einwanderung papuanischer Migranten aus Neuguinea erklärt werden, welche im Laufe der Zeit zu einer Erhöhung des papuanischen Marker-Anteils in den – unter Annahme der Gültigkeit der *Express Train*-Besiedelung *Remote Oceanias* – initial weitestgehend asiatischen Populationen geführt haben. In den ostmelanesischen Stichproben konnte hingegen gar kein papuanischer und lediglich ein (verhältnismäßig) kleiner Anteil (46,136 %) austronesischer Marker identifiziert werden. Die meisten mtDNA-Haplogruppen Mikronesiens konnten somit weder einem austronesischen noch einem papuanischen Ursprung zugewiesen werden.

Im Gegensatz zu den konventionell in der humangenetischen Forschung angewendeten Diskriminations- und Ordinations-Verfahren, scheinen hochauflösendere tiefe phylogenetische Analysen der molekularen Struktur pazifischer Mitochondriome widersprüchliche Schlussfolgerungen zuzulassen. Den klassischen Analyse-Methoden widersprechende Schlüsse lassen aber auch Verfahren zu, welche den Anteil papuanischer bzw. rezent-asiatischer, d. h. austronesischer, Marker-Varianten innerhalb des pazifischen Untersuchungsgebiets in Relation zu weitestgehend reinen Papuanern bzw. Austronesiern bestimmen (z. B. Anwendung der  $f$ -Statistiken nach Reich et al. 2009, siehe „Theoretischer Hintergrund“, S. 132, oder die Schätzung der *Asian Ancestry*, siehe „Schätzung des Anteils asiatischer Marker-Varianten (*Asian Ancestry*)“, S. 138, linke Spalte in Abb. 25a, S. 176). Die dabei zu Tage tretende Diskrepanz zwischen konventionellen und modernen Analyse-Techniken könnte zum einen dadurch erklärbar sein, daß im Rahmen dieses Teils der vorliegenden Arbeit betrachtete Verfahren (Cluster-Analyse, DAPC) mit einer Informationsverlust-behafteten Dimensions-Reduktion arbeiten. Dadurch könnten möglicherweise zu einer anderen Klassifikation führende Informationen nicht mit berücksichtigt worden sein. Zum anderen könnte aber auch sekundärer Genfluß zu einer Verschiebung ursprünglich verschiedener Marker-Verteilungen geführt haben (z. B. durch das langsame „Diffundieren“ von Neuguineanern durch die Populationen Insel-Melanesiens und Polynesiens). Darüber hinaus finden sich aber auch die innerhalb Polynesiens stark abundanten mitochondrialen Haplogruppen in hoher Zahl in den melanesischen Inseln *Near Oceanias*, die vor der Ankunft der Austronesier im Bismarck-Archipel durch Menschen mit papuanischen Charakteristika besiedelt waren (vgl. „Stand der Forschung“, S. 3). Die Bewohner dieser Regionen repräsentieren somit auch heute sowohl austronesische als auch papuanische (mtDNA-)Varianten, so daß aufgrund der teilweise identischen Marker-Spektren der Polynesier mit diesen Insel-Melanesiern und der starken ursprünglichen Affinität

dieser Menschen mit den Papuanern auch die Polynesier mit den indigenen Papuanern (indirekt über die Insel-Melanesier) in engerer Beziehung stehen. Mit anderen Worten scheinen die klassischerweise angewendeten Methoden diese Hybridisierung und korrelativen (aber nicht kausalen) Beziehung der Papuaner und Polynesier nicht hinreichend auflösen zu können.

Anders als für die autosomalen und mitochondrialen Marker wurden anhand der Y-chromosomalen Daten insgesamt vier bedeutsame Cluster mit Hilfe des Silhouetten-Verfahrens auf dem generierten *Complete Linkage*-Baum detektiert (Abb. 11c, S. 74). Diese zeigen – wie bereits in den Datensätzen zuvor – die weitestgehend gemeinsame Homogenität der Kontinental-Asiaten mit den rezenten Einwohnern der Inseln Südost-Asiens an. Darüber hinaus findet sich ein Neuguinea sowie die untersuchte ostmikronesische und inselmelanesischen Populationen abdeckendes (und damit weitestgehend papuanisches) Cluster. Zwischen diesem papuanischen und dem asiatisch-geprägten Cluster findet sich jedoch eine weitere Gruppe (aus wenigen Stichproben bestehend), die innerhalb Ost-Indonesiens als dritte erkennbare Gruppe die Inseln Südost-Asiens von den papuanischen Entitäten West-Neuguineas abgrenzt. Die östliche Abgrenzung folgt dabei dem Verlauf der sog. Lydekker-Linie (Lydekker 1896, vgl. George 1981), die – als biogeographische Linie (Grenze der Marsupialia-dominierten Fauna Australo-Papuas gegenüber dem Gebiet Wallaceas) – dem ungefähren westlichen Verlauf der Landmasse Sahuls folgt. Interessant ist dabei, daß sich das identifizierte ostindonesische Cluster ausschließlich über die Inseln Südost-Asiens erstreckt, auf denen neben austronesischen Sprachen auch noch papuanische Sprachen gesprochen werden (vgl. Abb. 2, S. 10). Die im Rahmen der vorliegenden Arbeit als „Ost-Indonesien“ bezeichnete Gruppe könnte damit geographisch die Hybridisierungs-Zone zwischen den initialen asiatischen Siedlern Wallaceas und den Papuanern Neuguineas darstellen. Bemerkenswert ist, daß bereits in früheren, auf autosomalen und Y-chromosomalen Markern basierenden Arbeiten (z. B. Kayser et al. 2006, 2008a, Melton et al. 1995, 1998) darauf hingewiesen wurde, daß die Bewohner in der direkten westlichen Nachbarschaft der Lydekker-Linie sowohl asiatische als auch papuanische Charakteristika aufweisen. Neben den zuvor genannten asiatisch-geprägten, papuanisch-melanesisch-mikronesischen und ostindonesischen Clustern wurde zuletzt noch eine vierte Gruppe mit Hilfe des *Complete Linkage*-Verfahrens detektiert, welche die Stichproben des polynesischen Dreiecks sowie eine polynesische Exklave (Santa Cruz-Inseln) umfaßt. Trotz der klar die oben genannten Gruppen differenzierenden Cluster-Zugehörigkeiten, zeigt die Darstellung der Klassifikations-Ergebnisse der DAPC in Form des Hauptkomponenten- sowie *Admixture*-Plots (iii in den Abb. 12b – c, S. 76 – 77) eine starke Vergesellschaftung der Polynesier mit den Melanesiern, der ostmikronesischen Stichprobe sowie den

verschiedenen Regionen Neuguineas. Darüber hinaus stellen sich in den zuvor genannten Darstellungen die Ost-Indonesier mit größerer Affinität zu den neuguineanischen Populationen als zu den Stichproben ISEAs dar. Die Inseln Südost-Asiens zeigen zusammen mit den kontinentalasiatischen Repräsentanten erneut große Homogenität sowie eine gute Separierbarkeit (z. B. entlang der ersten Hauptkomponente/Diskriminanzfunktion) zu den übrigen Siedlungsgebieten des Süd-Pazifiks. Auch die Anteile der als asiatisch- und papuanisch-stämmig klassifizierten NRY-Haplogruppen der melanesischen, mikronesischen und polynesischen Stichproben *Remote Oceanias* (siehe Abb. 15, S. 93) weisen auf dasselbe Muster hin: Während für die Mitochondriome der genannten Regionen noch die austronesischen Haplogruppen-Marker dominierten, zeigt sich nun eine Dominanz der papuanisch-stämmigen (Y-chromosomalen) Haplogruppen (Melanesien: 63,515 %; Mikronesien: 63,636 %; Polynesien: 59,269 %) und nur geringe bzw. keine Anteile (Mikronesien) asiatisch-stämmiger Y-DNA-Polymorphismen. Diese Befunde und Schlußfolgerungen gehen weitestgehend mit den Forschungs-Ergebnissen anderer Autoren (z. B. Chambers 2006, Hage & Marck 2003, Hurles et al. 2002, Kayser et al. 2000, 2006, 2008a, Su et al. 2000) d'accord und liefern Argumente für die Richtigkeit von Oppenheimer & Richards (2001) *Slow Boat*-Theorie, nach der eine weite Verbreitung papuanischer Marker-Varianten in den Ethnien *Remote Oceanias* erwartbar ist.

Lediglich die Klassifikations-Ergebnisse des *Random Forest*-Verfahrens (auf den mit Kernels in zusätzliche höhere Dimensionen projizierten NRY-SNP- bzw. -Indel-Spektren) lassen auch eine Unterstützung der Y-chromosomalen Daten für das *Express Train*-Modell (Diamond 1988) erkennen: So wurden die ostmikronesischen und polynesischen Stichproben zu einem erheblich größeren Teil zu den Inseln Südost-Asiens (und Ost-Indonesiens) misklassifiziert, als zu den Melanesiern oder einigen der neuguineanischen Gruppen (vgl. Abb. 13c, S. 82). Ansonsten repräsentiert die graphische Darstellung der Klassifikations-Fehler, die der homologen Abbildung für die autosomalen Klassifikations-Ergebnisse (Abb. 13a, S. 82) auffallend ähnelt, die starken Affinitäten der papuanischen Gruppen untereinander sowie die gute Separierbarkeit der Asien-nahen Entitäten von den Bewohnern Neuguineas. Wenngleich sich in der anthropologischen Fachliteratur kaum Y-chromosomale Indizien finden lassen, welche auf eine *Express Train*-Besiedlung *Remote Oceanias* schließen lassen (Cox et al. 2007), so unterstreicht der hier vorgelegte Befund der *Random Forest*-Klassifikations-Ergebnisse auf NRY-Daten (sowie weitere zuvor diskutierte Widersprüche) doch die Möglichkeit einer weitaus komplexeren Besiedlungsgeschichte der süd pazifischen Inseln (vgl. Underhill et al. 2001).

#### 4.1.2 *Untergeordnete Strukturen*

Um die biologische Strukturierung des südpazifischen Untersuchungsgebiets auch in höherer Auflösung (auch in den nachfolgenden Teilen dieser Arbeit) explorieren zu können, erfolgte – neben der im vorangegangenen Kapitel erörterten Cluster-basierten Gliederung Ozeaniens – eine weitere Einteilung der in den verschiedenen Datensätzen repräsentierten Entitäten nach überwiegend geopolitischen Gesichtspunkten. Die im Rahmen eines Randomisierungs-Tests auf den unterschiedlichen Datensätzen erhaltenen Ergebnisse (vgl. Tab. 3, S. 84) zeigen größtenteils hoch- sowie sehr signifikante Ergebnisse, welche auf eine hohe Differenzierbarkeit der zuvor gebildeten Kleingruppen schließen lassen. Lediglich für die Gene *A* und *DPA1* des HLA-Systems, die im Rahmen des ersten Teils der vorliegenden Arbeit nur eine untergeordnete Rolle spielen, konnten – wie für die nach dem Cluster-Ansatz gebildeten Gruppen auch (vgl. Tab. 1, S. 78) – keine signifikanten Ergebnisse (homogenere Gruppen als unter zufälliger Gruppen-Zuweisung) identifiziert werden. Aus diesem Grund wurde die durchgeführte Untergliederung in die geographischen Kleingruppen im Rahmen der vorliegenden Arbeit beibehalten.

Mit Hilfe dieser Kleingruppen, die dabei als operationale taxonomische Einheiten und somit Terminal-Nodien fungierten, wurden die in Abb. 14 (S. 88 – 89) dargestellten *Neighbor-Joining*-Bäume generiert. Auch wenn sie als azyklische phylogenetische Bäume aufgrund der vermeintlich deutlich komplexeren Besiedlungsgeschichte des Süd-Pazifiks mit Genflüssen zwischen mehreren Populationen nicht die wahre mikroevolutive Phylogenese darstellen werden (es ist eher erwartbar, daß diese besser durch einen multizyklischen Graphen mit vielen Gabelungen und Hybridisierungs-Ereignissen repräsentiert werden kann), so liefern sie dennoch ein weiteres wichtiges Werkzeug, um biologische Ähnlichkeiten zwischen den im Baum repräsentierten Entitäten darzustellen. In den generierten *Neighbor-Joining*-Bäumen finden sich beispielsweise die Kleingruppen, die sich geographisch zu den übergeordneten Großgruppen „ISEA“, „Melanesien“, „Mikronesien“, „Neuguinea“ und „Polynesien“ zuordnen lassen (und neben den entsprechenden Kleingruppen in den Teil-Abbildungen aufgeführt sind), generell in zusammenhängenden oder direkt benachbarten Clustern der Bäume für alle vier Datensätze wieder. Diese allgemeine Beobachtung, die lediglich für eine Untergruppe Mikronesiens, Palau, im auf Grundlage autosomaler Daten generierten Baum (vgl. Abb. 14a, S. 88) nicht gilt, weist – neben der großen biologischen Ähnlichkeit der entsprechenden Entitäten – auch darauf hin, daß die klassische Einteilung der südpazifischen Inseln in die üblichen Kulturreale (Inseln Südost-Asiens, Inseln Melanesien, Mikronesien, Neuguinea, Polynesien) biologisch strukturell recht homogene Populationen zusammenfaßt. Diese Schlußfolgerung wird zudem auch durch die an

den Verzweigungen der Bäume in Abb. 14 eingetragenen Bootstrap-Werte unterstrichen, die mit größtenteils mittleren und hohen relativen Werten die entsprechenden Clusterungen der Bäume unterstützen. Die für die genetischen Datensätze generierten Bäume, welche ein die polynesischen Exklaven vertretendes Terminalnodium aufweisen, zeigen, daß sie, die polynesischen Exklaven, stets in der Nähe der innerhalb des polynesischen Dreiecks liegenden Kleingruppen angeordnet sind. Dieser Befund unterstreicht die enge genetische Beziehung zwischen beiden Gruppen, die trotz der geographischen Nähe der Bewohner der polynesischen Exklaven zu melanesischen und/oder mikronesischen Vertretern noch gut ersichtlich zu sein scheint.

Aufgrund der relativ hohen biologischen Homogenität der Kleingruppen innerhalb ihrer übergeordneten Cluster, lassen sich aus den Beziehungen der Repräsentanten in den *Neighbor-Joining*-Bäumen leicht die Affinitäten der Bewohner der ozeanischen Siedlungsräume untereinander ablesen: Während der mit Hilfe autosmaler Daten rekonstruierte Graph (Abb. 14a, S. 88) eine geringe phyletische Distanz der Polynesier zu den Entitäten der Inseln Südost-Asiens zeigt, weisen die auf Basis der mitochondrialen, Y-chromosomalen und kranio-metrischen Charakteristika generierten Bäume (Abb. 14b – d, S. 88 – 89) auf eine engere Vergesellschaftung der Polynesier mit den Melanesiern (und über sie ggf. mit den papuanischen Bewohnern Neuguineas) hin. Lediglich die morphometrischen Daten (Abb. 14d) lassen – durch das Vorliegen einer Dreiteilung des Internodiums, über welches die Polynesier mit den Melanesiern im Baum verbunden sind – auch die Interpretation einer gleichermaßen engen Beziehung der Polynesier zu den Bewohnern der Inseln Südost-Asiens und den Melanesiern gleichzeitig zu. Ansonsten zeigt sich in allen vier phylogenetischen Graphen gleichermaßen eine starke Affinität der Melanesier zu den Papuanern (Neuguineanern) sowie die Bindung der mikronesischen Kleingruppen in dieses melanesisch-neuguineanische Cluster. Generell spiegeln die *Neighbor-Joining*-Bäume damit die allgemeinen Schlußfolgerungen der im vorherigen Kapitel diskutierten Untersuchungsergebnisse wider. Damit stützen die autosomalen Daten erneut die Idee der Besiedlung Polynesiens im Rahmen einer *Express Train*-Immigration austronesischer Individuen aus dem asiatischen Umfeld nach *Remote Oceania*, während die Geschlechts-spezifischen Marker eher für das *Slow Boat*-Szenario sprechen. Die aus den kranio-metrischen Charakteristika abgeleitete Baum-Topologie kann je nach Argumentations-Weise sowohl für das *Express Train*- als auch das *Slow Boat*-Modell sprechen. Diese Doppeldeutigkeit könnte erneut leicht dadurch erklärbar sein, daß Polynesien zwar im Rahmen einer frühen *Express Train*-Migration durch Immigranten mit weitestgehend asiatischen Charakteristika besiedelt wurde, eine zweite Migrationswelle aus Neuguinea, welche papuanische Merkmale nach Polynesien brachte, diese initiale Signatur überlagerte und somit den Anschein einer *Slow Boat*-Besiedlung

verursacht (vgl. Skoglund et al. 2016). Aber auch eine umgekehrte Argumentationsreihenfolge ergäbe Sinn, findet durch die Ergebnisse anderer Forschungsarbeiten bislang jedoch keine Unterstützung. In der Gesamtbetrachtung aller *Neighbor-Joining*-Graphen legt die Clusterung der zu identischen geographischen Siedlungsgebieten gehörenden Kleingruppen gleichzeitig die Homogenitäten der einzelnen pazifischen Kulturareale offen. Zwei mögliche Erklärungen (oder eine Interaktion beider) könnten das Vorliegen weitestgehend homogener geographischer Cluster im pazifischen Untersuchungsgebiet erklären: i) Zum einen könnte im Wesentlichen eine einzige wichtige Einwanderung in eine der betrachteten Kleingruppen die Erstbesiedlung des zugehörigen übergeordneten Clusters gestartet haben, wobei die Nachkommen dieser (genetisch) homogenen Immigranten in den folgenden Generationen die restlichen Inseln und Archipele der entsprechenden Cluster-Gruppen besiedelt haben könnten, so daß die heutigen Nachkommen dieser Erst-Kolonisten weitestgehend biologisch identische Eigenschaften (z. B. Marker-Spektren oder morphologische Eigenheiten) aufweisen. ii) Zum anderen ist aber auch die Angleichung der von möglicherweise unterschiedlichen Stamm-Populationen besiedelten Inseln und Inselgruppen durch eine verstärkte Migration innerhalb der einzelnen Kulturareale (ISEA, Melanesien, Mikronesien, Neuguinea, Polynesien) als zwischen unterschiedlichen dieser Siedlungsgebiete denkbar. Eine solche Dynamik, die – über längere Zeit betrachtet – unweigerlich zur Homogenisierung der Migrations-Gemeinschaft führen muß, könnte durch Distanz-vermittelte Isolation (*isolation by distance*; Malécot 1948, Wright 1943) verstärkt oder gar hervorgerufen worden sein.

Um zu visualisieren, in welchem geographischen Gebiet Ozeaniens sich die betrachteten Stichproben am stärksten voneinander unterscheiden, wurden jeweils ihre biologischen Marker-Spektren mit denen der direkt benachbarten Stichproben verglichen. Mit Hilfe des Monmonier-Algorithmus wurde mit Hilfe der so ermittelten Differenzen nach zusammenhängenden Transekten innerhalb des südpazifischen Ozeans gesucht, jenseits derer die größten Populations-Unterschiede erwartbar sind. Diese Transekte können dabei nach Manni et al. (2004) am einfachsten als Repräsentanten von Migrations-Barrieren interpretiert werden, welche die Populationen beiderseits voneinander isolieren (Barbujani 2000, Dupanloup et al. 2002, Morris et al. 2010). Die so anhand der vier hier betrachteten Datensätze identifizierten wichtigsten Migrations-Barrieren sind in Abb. 12a (S. 76; vgl. „Geographische Migrations-Barrieren“, S. 64) dargestellt. Dabei zeigt die dunkelste Linie, welche einerseits die Stichproben der Inseln Südost-Asiens von den papuanischen sowie südwestlichen mikronesischen Inseln und andererseits die Repräsentanten des polynesischen Dreiecks von den Insel-Melanesiern abschirmt, die anhand der autosomalen Daten rekonstruierte Migrations-Barriere. Die Abgrenzung dieser Regionen



voneinander, welche sich in den vorhergehenden Analysen des klassischen genetischen Datensatzes in einer stärkeren Vergesellschaftung der asiatisch geprägten Einwohner und der Polynesier als zwischen einer der beiden Gruppen und den Neuguineanern äußerte, steht im Einklang mit den bisherigen Befunden und könnte gut durch eine *Express Train*-Kolonisierung Polynesiens durch ursprünglich asiatisch geprägte Menschen erklärbar sein. Die anhand der mtDNA-Spektren identifizierte Migrations-Barriere, welche im nächst-helleren Grauton in Abb. 12a dargestellt wurde, ist lokal eng begrenzt und schottet die Ost-Küste Neuguineas von den benachbarten melanesischen Inselgruppen (Salomonen, Neukaledonien) ab. Auch dieses Muster unterstützt die vorherige Beobachtung (vgl. *Neighbor-Joining*-Baum, Abb. 14b, S. 88, in dem die Melanesier auf einem Ast gemeinsam mit den Polynesiern und nur durch eine ancestralere Kante im Baum mit den Neuguineanern clustern). Darüber hinaus verlängert sich die Migrationsbarriere, wo sie sich im Süden durch den St.-Georgs-Kanal (zwischen der Nordspitze Neubritanniens und Süd-Küste Neuirlands) schiebt. Damit grenzt die mitochondriale Migrations-Barriere gleichzeitig die austronesisch-sprachigen Einwohner Neuirlands von den papuanische Sprachen sprechenden Siedlern der Nordspitze Neubritanniens ab. Auch in der Lage der Y-chromosomal abgeleiteten Linie, welche die Populationen der Inseln Südost-Asiens von den West-Mikronesiern, West-Papuanern und Ost-Indonesiern abgrenzt, läßt sich ein bereits zuvor beschriebenes Muster erkennen, nämlich die starke Abgrenzung der Ost-Indonesier und Neuguineaner von den Bewohnern Kontinental-Asiens und den Inseln Südost-Asiens (vgl. beispielsweise Hauptkomponenten-Plot iii in Abb. 12b, S. 76). Anhand der kranio-metrischen Daten zeigt sich nach dem Monmonier-Algorithmus (vgl. Linie mit geringstem Kontrast in Abb. 12a, die sich entlang der Nord-Küste Neuguineas erstreckt) hingegen eine verstärkte biologische Diversifizierung der Neuguineaner und ihrer mikronesischen Nachbarn. In der Gesamtheit zeigt sich Neuguinea anhand der über alle vier Datensätze hinweg identifizierten Barrieren also als stark von den Inseln Südost-Asiens, Mikronesiens, Polynesiens und weiter Teile Insel-Melanesiens isoliert.

Unter den betrachteten potentiellen biogeographischen Linien erwies sich lediglich die Grenze zwischen Ost-Indonesien und West-Neuguinea über alle Datensätze hinweg im Randomisierungs-Test als signifikante humanbiogeographische Trennlinie. Dies gilt jedoch nicht für den Vergleich der ost- und westindonesischen Inseln, für die sich lediglich anhand der Y-chromosomal Daten ein hochsignifikanter Unterschied erkennen ließ. Dies könnte darauf hindeuten, daß – trotz des Erhalts der Papua-Sprachen (neben austronesischen Sprachen) – die Einwohner Ost-Indonesiens einem starken autosomal und mitochondrial wirkendem austronesischem Einfluß unterliegen. Ein ähnlicher Austausch genetischer Charakteristika unter Erhalt der

papuanischen Sprache wurde von Cox & Lahr (2006) beispielsweise bereits in den Salomonen identifiziert und scheint somit auch für Ost-Indonesien nicht abwegig. Die innerhalb der Salomonen verlaufende Tryon-Hackman-Linie, die nach Tryon & Hackman (1982) eine klar definierbare Grenze zwischen west- und ostozeanischen Sprachen darstellt und somit möglicherweise den früheren Verlauf der papuanischen Sprachverteilung markieren soll, zeigte sich für keinen der genetischen Datensätze und lediglich für die kranimetrischen Marker als signifikante Grenze zwischen den beiderseits beheimateten Populationen. Dieser Befund wird auch durch die Arbeit von Delfin et al. (2011a) gestützt, in der ein stärkerer Effekt der Distanz-vermittelten Isolation als einer genetischen Isolation entlang der Tryon-Hackman-Linie identifiziert werden konnte. Inwiefern die Wallace-Linie einerseits und die Grenze zwischen *Near* und *Remote Oceania* andererseits Einfluß auf die heutige humangenetische Landschaft des Untersuchungsgebiets nahmen, kann nicht eindeutig geklärt werden, da sich lediglich anhand der autosomalen und Y-chromosomal (Wallace-Linie) bzw. anhand der autosomalen und kranimetrischen Daten (Grenze zwischen *Near* und *Remote Oceania*) signifikante Unterschiede der beiden Gruppen beiderseits dieser Grenzlinien ergaben. Die nicht-signifikanten Unterschiede für die untersuchten mtDNA-Daten könnten darauf hindeuten, daß in den entsprechenden Regionen eine erhöhte Mobilität der dort beheimateten austronesisch-sprachigen Frauen vorherrschend ist. Im Gegensatz dazu mag der signifikante Unterschied in der Y-chromosomal Signatur der Bewohner beiderseits der Wallace-Linie zusammen mit den Ergebnissen für die Vergleiche von westindonesischen mit ostindonesischen und ostindonesischen mit westpapuanischen Stellvertretern, für welche jeweils signifikante Unterschiede im Zuge der hier durchgeführten Randomisierungs-Tests detektiert wurden, auf eine verringerte westwärts gerichtete Mobilität papuanischer Männer hinweisen.

#### 4.2 SPRACHLICHE STRATIFIZIERUNG

Über das gesamte Untersuchungsgebiet zeigen sich für die autosomalen Daten (mehrheitlich), die Y-chromosomal sowie die kranimetrischen Daten auf den Signifikanz-Niveaus von  $\alpha = 0,050$  signifikante genetische Unterschiede zwischen den Repräsentanten der papuanischen Sprache und den austronesisch-sprechenden Vertretern Ozeaniens. Innerhalb der betrachteten geographischen Regionen, in denen Sprecher beider Sprachgruppen leben (Bismarck-Archipel, Ost-Indonesien, Salomonen, Südost-Neuguinea und West-Neuguinea), zeigt sich über die meisten Datensätze hinweg jedoch kein signifikanter biologischer Unterschied zwischen den Sprachgruppen-Mitgliedern (vgl. Tab. 4, S. 91). Lediglich für die zentrale Region (Papua-)Neuguineas konnten für die Hälfte der autosomalen, mito-

chondrialen, Y-chromosomalen und kranio-metrischen Daten signifikante Unterschiede zwischen den austronesisch-sprachigen Enklaven an den Küsten des sonst durchweg papuanischen Kerngebiets identifiziert werden, nämlich anhand der klassischen genetischen Marker, der HLA-Klasse II-Gene *DPB1* sowie *DQB1*, der Y-chromosomalen SNPs/Indels sowie der kranio-metrischen Marker. Dabei ist jedoch zu bedenken, daß nicht für alle betrachteten Regionen Daten von austronesischen und papuanischen Kohorten zur Verfügung standen. Generell fällt bei der Betrachtung der in Tab. 4 dargestellten p-Werte und Signifikanzen auf, daß in keiner der zuvor aufgeführten geographischen Gruppen signifikante Unterschiede zwischen Papua- und Austronesisch-Sprechern auf Grundlage der mtDNA-Signaturen detektiert werden konnten (lediglich innerhalb Zentral-Neuguineas zeigte sich mit einem p-Wert von 0,079 eine Tendenz zur Differenzierbarkeit).

Der Befund, daß sich für die meisten Datensätze die Marker-Spektren zwischen Austronesiern und Papuanern innerhalb des gesamten Untersuchungsgebiets zwar unterscheiden, ein solcher Unterschied aber größtenteils nicht mehr auf der räumlich enger begrenzten lokalen Einteilung detektierbar ist, scheint zu implizieren, daß die Sprach-Zugehörigkeit (austronesisch vs. papuanisch) der Bewohner des Süd-Pazifiks kein gutes Maß für die genetische Differenzierung der pazifischen Populationen darstellt. Während also auf lokaler Ebene die von den Inseln Südost-Asiens aus ostwärts auf (ehemals) neuguineanisches Gebiet expandierenden Austronesier zwar im Laufe der Zeit ihre Sprache beibehielten, so fand doch mit den Papuanern des umgebenden austronesischen Siedlungsgebiets ein Genfluß statt, welcher zu einer allmählichen Angleichung der Genome der austronesischen Immigranten führte. Auf globaler Ebene mag die Unterschiedlichkeit austronesischer und papuanischer Gesellschaften hingegen durch die (durch das größere Gebiet) verstärkte Wirkung Distanz-vermittelter Isolation (*isolation by distance*, Wright 1943) erklärbar sein. Weitere Indizien für die schwache Ausprägung linguistischer Stratifizierung auf lokaler Ebene lieferten zudem die Ergebnisse des vorhergehenden Kapitels (vgl. die letzten beiden Absätze; „Untergeordnete Strukturen“, S. 106). Insgesamt ergänzen die hier dargelegten Befunde zudem die in der Vergangenheit mehrfach auf lokaler Ebene für die Salomonen bzw. Populationen Papua-Neuguineas dargelegten Befunde einer schwachen Assoziation der ozeanischen Sprach-Gruppen mit den genetischen Signaturen ihrer Sprecher (vgl. Cox & Lahr 2006, Friedlaender et al. 2008, Serjeantson et al. 1983).

#### 4.3 GENERELLE MIGRATIONS-DYNAMIK

Wie die Streudiagramme paarweiser biologischer und geodätischer Distanzen (Abb. 16B) bzw. die daraus abgeleiteten Mantel-Korrelogramme zeigen (Abb. 16A, S. 94; vgl. „Generelle Migrations-Dynamik“, S. 93),

gibt es einen positiven Zusammenhang zwischen beiden Variablen. Ein solcher positiver Zusammenhang entsteht typischerweise immer dann, wenn Distanz-basierte Isolation vorliegt, also weiter voneinander entfernte Populationen genetisch stärker voneinander entfernt sind als geographisch näher liegende Entitäten (Handley et al. 2007, Rousset 1997). Die negative Korrelation, die sich dabei aus den Mantel-Korrelogrammen ergibt, deutet somit aller Wahrscheinlichkeit nach darauf hin, daß auch im gesamtpazifischen Untersuchungsgebiet die geographische Positionierung der betrachteten Ozeanier (und damit die Geographie des Süd-Pazifiks) einen Beitrag zur Ausbildung der rezent beobachtbaren biologischen Differenzierung beitrug. Gleichzeitig zeigt diese Annahme, daß auch die von verschiedenen Autoren vermutete hohe Mobilität der früheren pazifischen Einwohner (vgl. Anderson 2008, Bell et al. 2015, McCoy et al. 2020) dieses Muster nicht brechen konnten. Andererseits zeigt eine Reihe archäologischer Indizien, daß die austronesischen Siedler (z. B. in Polynesien) einige Zeit nach ihrer Niederlassung Reisen über weite Distanzen eingestellt haben (Anderson 2008, Rolett 2002, Weisler 2002).

Über alle Mantel-Korrelogramme, die für die verschiedenen Daten generiert wurden, flacht die Punktfolge, die sich in der Auftragung der Mantel-Korrelationskoeffizienten gegen die Distanz-Klasse ergibt, zum Ende hin ab (mitochondriale Daten; Abb. 16Ab) bzw. steigt wieder an (Abb. 16Aa, c – d). Ein solches Muster ist nach Meirman (2012) unter hierarchischer Strukturierung eines Untersuchungsgebiets erwartbar. Da sich mit Hilfe der im Rahmen dieses Teils der vorliegenden Arbeit verwendeten Verfahren bereits das Vorliegen stark (hierarchisch) strukturierter Populationen innerhalb des pazifischen Ozeans offenbarte, könnte das in den Mantel-Korrelogrammen vorgefundene Muster auf eine weitere sinnvolle Unterteilung des Süd-Pazifiks in zwei Cluster sinnvoll sein. Eine solche sinnvolle Untergliederung über alle Datensätze hinweg konnte jedoch nicht identifiziert werden. Daher könnte eine andere Erklärung eine Fehlschätzung der Mantel-Korrelationskoeffizienten sein. Sie könnte durch leicht verschiedenartige Zusammenhänge der geodätischen mit der biologischen Distanz von Gruppen von Entitäten-Paaren hervorgerufen worden sein, die sich in die Punktwolken der Diagramme hineininterpretieren lassen könnten. Dies könnte zudem die große Streuung der augenscheinlich linearen Zusammenhänge erklären. Eine solche weitere Unterteilung in Punkt-Gruppen erschien dem Autor der vorliegenden Arbeit jedoch nicht sinnvoll, da ein solcher Zusammenhang nicht eindeutig und objektiv ersichtlich ist

#### 4.4 METHODEN-KRITIK

Im Rahmen des ersten Teils dieser Arbeit wurden weitestgehend bereits seit langem in der (anthropologischen) Forschung verwendete

und somit gut implementierte Methoden angewandt. Lediglich die Diskrimination basierend auf der Kernel-optimierten *Random Forest*-Klassifikation stellt ein – soweit recherchierbar – bislang noch nicht im anthropologischen Kontext eingesetztes Verfahren dar. Andererseits wurde der dabei angewandte Kernel-Trick bereits vielfach im Rahmen anderer Arbeiten im Kontext des maschinellen Lernens eingesetzt und die Überlegenheit der Klassifikation von Diskriminations-Methoden mit Kernels gegenüber der Anwendung ohne Kernels bereits mehrfach dargelegt (vgl. Wang et al. 2011). Aber auch die im Rahmen der vorliegenden Arbeit in Kooperation mit dem Lehrstuhl für Graphische Datenverarbeitung (Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg) erarbeitete Extraktion kranioметриischer Charakteristika aus 3D-Schädel-Modellen stellt ein noch nicht validiertes Verfahren dar. Die hier vorgestellten Ergebnisse der Analysen pazifischer Individuen liefern jedoch mit den bisherigen kranioметриischen Untersuchungen früherer Autoren zum überwiegenden Teil identische semantische Aussagen, so daß davon ausgegangen werden kann, daß die verwendeten kranioметриischen Dimensionen populationshistorisch relevante Informationen zu liefern im Stande sind.

Leider gelang es dem Autor dieser Arbeit nicht an höher auflösende autosomale Marker des Untersuchungsgebiets zu gelangen. Besonders die klassischen genetischen Marker, die (aus diesem Grund) um HLA-Allel-Häufigkeiten ergänzt wurden, sollten – aufgrund der geringen Anzahl von ihnen codierter Marker-Varianten und des damit einhergehenden geringen Informations-Gehalts – im Vergleich zu höherauflösenden Populations-Charakteristika weniger aussagekräftig im Hinblick auf die Populations-Historie der pazifischen Einwohner sein. Dennoch konnten mit ihrer Hilfe gleichbedeutende Rückschlüsse über die Besiedlungs-Abfolge und Populations-Affinitäten geschlossen werden, als dies mit hochauflösenden genomweiten SNP-Analysen der Fall ist. Der Grund hierfür könnte darin zu suchen sein, daß die Verwendung der weitestgehend modernen statistischen Verfahren zur bestmöglichen Ausnutzung des Informationsgehalts (der autosomalen Marker) beitrug.

#### 4.5 SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die Analysen des vorliegenden Teils dieser Arbeit haben einerseits die sich über alle verwendeten Datensätze zeigende Homogenität der Polynesier offengelegt. Andererseits zeigte sich über nahezu alle Datensätze hinweg eine starke Vergesellschaftung der Bewohner der Inseln Südost-Asiens mit den benachbarten Einwohnern des südostasiatischen Kontinents. Lediglich durch den Y-chromosomalen Datensatz wurde innerhalb Ost-Indonesiens eine Gruppe von Stichproben detektiert, welche sich von den anderen Siedlern der Inseln Südost-Asiens sowie den benachbarten West-Papuanern Neuguineas gut abgrenzen

lassen. Sie präsentieren möglicherweise eine Hybridisierungs-Zone in der Übergangs-Region der austronesisch-sprachigen Siedler der asiatisch beeinflussten Inseln des West-Pazifiks und den Papuanern Neuguineas. Insgesamt stellte sich Neuguinea jedoch als weitestgehend von den benachbarten Siedlungsräumen (ISEA, Melanesien, Mikronesien und Polynesien) abgeschottet dar (vgl. die in Abb. 12a, S. 76, mit verschiedenen Kontrasten eingezeichneten und mit Hilfe des Monmonier-Algorithmuses identifizierten Migrations-Barrieren). Nach Maßgabe der Anteile austronesischer (asiatisch-stämmiger) und papuanisch-stämmiger Haplogruppen-Häufigkeiten zeigte sich jedoch, daß papuanische Marker-Varianten besonders durch Männer in die Regionen *Remote Oceanias* hineingebracht wurden, während die maternalen Marker stärker auf eine asiatische Herkunft der Siedler in *Remote Oceania* hindeuten. Auf den Inseln Mikronesiens lassen sich – im Vergleich zu den melanesischen und polynesischen Entitäten – nur geringe Anteile austronesischer Marker nachweisen, dafür jedoch verhältnismäßig große Anteile weder auf die austronesische Expansion noch auf papuanische Populationen zurückzuführende Haplogruppen-Varianten. Sofern – wie von zahlreichen Autoren angenommen wird – die Besiedlung des westlichen Mikronesiens von den Inseln Südost-Asiens aus begann, könnte dies implizieren, daß beispielsweise die Marianen von einer Gruppe von Siedlern kolonisiert wurden, bevor sich die austronesische Kultur vollständig über das Gebiet ISEAs ausbreiten konnte. Diese initialen mikronesischen Siedler könnten somit sowohl aus Personen mit modernen austronesischen Charakteristika als auch aus Menschen mit Eigenschaften der früheren Siedler auf den Inseln Südost-Asiens bestanden haben, welche dort vor der Verdrängung durch die Austronesier gelebt haben (vgl. McColl et al. 2018).

Im Zuge der durchgeführten Analysen fanden sich auf Grundlage der verwendeten Datensätze sowohl Argumente, welche für eine schnelle Besiedlung *Remote Oceanias* unter Umgehung der papuanischen Küsten-Bewohner Neuguineas (*Express Train*-Theorie, Diamond 1988) sprechen, als auch Indizien für eine starke Interaktion der aus dem austronesisch-sprachigen Teil *Near Oceanias* nach *Remote Oceania* einwandernden Migranten mit den Papuanern Neuguineas (*Slow Boat*-Modell, Oppenheimer & Richards 2001). Auch in dieser Hinsicht spiegeln die Untersuchungen des ersten Teils der vorliegenden Arbeit die Schlußfolgerungen zahlreicher früherer Arbeiten wider und lassen keine eindeutige Schlußfolgerung hinsichtlich der Dynamik zu, mit welcher die im Rahmen der Kolonisierung *Remote Oceanias* einwandernden Migranten das neue Siedlungsgebiet besiedelten.

Zuletzt wurden im Rahmen der vorherigen Analysen Indizien dafür gefunden, daß besonders Distanz-vermittelte Isolation (*isolation by distance*) zu einer Angleichung naheliegender Populationen führte. Die Geographie (z. B. geodätische Entfernung) zweier ozeanischer

Populationen zueinander scheint zudem ein besserer Prädiktor für die genetische Ähnlichkeit zu sein, als die Zugehörigkeit zur selben Sprachgruppe (austronesisch vs. papuanisch), wie die Ergebnisse zur linguistischen Stratifizierung zeigten. Lediglich in der Gesamtbetrachtung Ozeaniens sowie innerhalb Zentral-Neuguineas fanden sich Indizien dafür, daß die Sprach-Zugehörigkeit einen signifikanten Anteil der biologischen Strukturierung aufdecken kann.





## Teil II

### ANSÄTZE ZUR ERKLÄRUNG DER WIDERSPRÜCHLICHEN DATENLAGE

Um die im Rahmen des ersten Teils dieser Arbeit identifizierten Widersprüche zu erklären, wurde in diesem Teil die Plausibilität selektiver Wirkung sowie weniger, singulärer *Admixture*-Ereignisse in der pazifischen Populations-Historie als Erklärungs-Ansatz untersucht. Beide Prozesse scheinen allein eher nicht im Stande gewesen zu sein, die beobachtete Divergenz biologischer Signaturen hervorzurufen. Im Rahmen einer Modellierung der Ausbreitung asiatischer (austronesisch-stämmiger) Marker-Varianten hat sich hingegen eine Präferenz von Paarungen zwischen austronesischen Frauen und papuanischen Männern sowie eine dominantere Durchsetzung der Austronesier gegenüber den Papuanern als wahrscheinlich ursächlich für die widersprüchlichen Signaturen erwiesen. Diese Modellierung zeigte zudem, daß eine *Express Train*-Besiedlung die rezente Verteilung asiatischer und papuanischer Marker-Varianten besser als eine reine *Slow Boat*-Besiedlung erklären kann.



## EINFÜHRUNG

---

Die aus der Literatur bekannten Widersprüche (vgl. „Stand der Forschung“, S. 3) konnten auch für die im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendeten Datensätze beobachtet werden (vgl. Teil I, S. 25). Aus diesem Grund steht weiterhin die Frage im Raum, durch welche populationsgenetischen Prozesse die Entstehung dieser, in ihrer semantischen Aussage her, unvereinbar scheinenden Daten, erklärt werden kann. In der Literatur werden vor allem zwei Erklärungs-Ansätze diskutiert: i) Größere Genflüsse und damit Durchmischung (*Admixture*) zwischen den indigenen, papuanischen Bewohnern *Near Oceanias* und den aus dem Umfeld der Inseln Südost-Asiens ankommenden austronesisch-sprachigen Migrant\*innen. ii) Auch ein vom rein stochastisch erwartbaren Verpaarungs-Verhältnis zwischen austronesischen sowie papuanischen Frauen mit Männern der eigenen und anderen ethnischen Herkunft abweichendes Fortpflanzungs-Verhalten (*Sex-biased Admixture*) wird als mögliche Ursache diskutiert. iii) Bislang kaum in der Literatur diskutiert wird hingegen eine potentielle selektiv-bedingte Verschiebung pazifischer Marker-Häufigkeiten, die durch Umwelt-Einflüsse ungleichmäßig auf die betrachteten biologischen Marker vermittelt werden könnte. Dies mag auch dem Umstand geschuldet sein, daß verschiedene Studien keine Beeinträchtigung phylogenetischer und populationshistorischer Methoden durch selektive Einflüsse feststellen konnten (z. B. Hagstrom et al. 2004, Hang et al. 2003, Roje 2014), da benachbarte Populationen, zwischen denen gewöhnlich Genfluß herrscht und die so genetisch ähnlicher als weiter voneinander entfernt lebende Menschen-Gruppen sind, i. d. R. ähnlichen Umwelt-Bedingungen unterliegen.

Andererseits ist jedoch bereits aus vielen Studien bekannt, daß auch solche Umwelt-Faktoren (insbesondere klimatische Bedingungen und diverse Pathogene) selektiven Einfluß auf zahlreiche Gene ausüben und damit die (selektions-)neutrale phylogenetische Signatur der untersuchten Populationen sekundär überlagern, also verändern, können. Für zahlreiche autosomale Marker wurden bereits Indizien für eine nicht-neutrale Veränderung des Allel-Häufigkeits-Spektrums nachgewiesen, die mit klimatischen Faktoren, vorhandenen Pathogenen oder topographischen Gegebenheiten der Umwelt korreliert sind (z. B. Daub et al. 2013, Flint et al. 1986, Fumagalli et al. 2011). Darunter befinden sich auch einige der im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendeten Marker. So fanden beispielsweise Prugnolle et al. (2005a) oder Sanchez-Mazas et al. (2017) Indizien dafür, daß die heutige Landschaft der HLA-Klasse I-Gene stark vom historischen und rezenten

Vorhandensein verschiedener Pathogene (z. B. den Malaria-Erregern *Plasmodium* sp.) im Lebensumfeld des Menschen modelliert wurde. Dies kann dadurch erklärt werden, daß einige Varianten der HLA-Klasse I-Gene Schutz gegen eben diese Pathogene und die durch sie induzierten Krankheiten (z. B. gegen Malaria; Hill et al. 1992, May et al. 2001) vermitteln und somit positiv selektiert wurden. Auch daß viele der klassischen genetischen Blutgruppen-Marker, wie sie auch im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendet wurden, insbesondere das ABO-Gen, nicht-neutral sind, ist bereits seit längerem bekannt (vgl. Yamazaki & Maruyama 1974, Zerihun et al. 2011). Dies gilt aber auch für die Geschlechts-spezifischen Marker wie mitochondriale und Y-chromosomale Haplogruppen (z. B. Chiaroni et al. 2008, Mishmar et al. 2003). Beispielsweise spekulieren Benton et al. (2012) darüber, ob die metabolischen Krankheiten (z. B. Diabetes mellitus oder Adipositas), von denen die Polynesier im Allgemeinen häufiger betroffen sind als die Bewohner anderer Regionen, auch durch positive Selektion der sie fördernden mitochondrialen Gen-Varianten zustande gekommen sein könnten, oder ob die Häufigkeit solcher Allele innerhalb Polynesiens lediglich durch genetische Drift entstanden sein kann. Und auch die gesamtcranielle oder kraniofaziale Morphologie menschlicher Populationen scheint durch klimabedingte Einflüsse selektiv verändert worden zu sein (Harvati & Beaver 2006, Relethford 2010). Guglielmino-Matessi et al. (1979) konnten beispielsweise zeigen, daß die konträren Splits in phylogenetischen Graphen weltweit verteilter Populationen, die sich aus genetischen und kranio-metrischen Daten ergeben, durch die unterschiedlichen Klima-Einflüsse auf die menschliche Morphologie (phänotypische Plastizität) erklärt werden können. Auch wenn nicht nur heutige sondern auch frühere, ggf. von den heutigen Bedingungen verschiedene, Umwelt-Einflüsse die Spektren der biologischen Marker rezenter Populationen (und ihrer Vorfahren) beeinflußt haben können, so haben dennoch viele Korrelationen zwischen Marker-Häufigkeiten und Pathogen- oder Klima-Faktoren gezeigt, daß die durch sie rezent vermittelte Wirkung i. d. R. als linearer Zusammenhang modelliert werden kann (z. B. Blair & Feldman 2015, Guglielmino-Matessi et al. 1979, Hancock et al. 2008).

Im Rahmen einiger Studien zur Menschheits-Geschichte des süd-pazifischen Ozeans wird die komplexe Populations-Historie häufig in Form zyklischer *Admixture*-Bäume repräsentiert (McColl et al. 2018, Posth et al. 2018, Skoglund et al. 2016, Wollstein et al. 2010). Diese Graphen versuchen neben der Ähnlichkeit der untersuchten Individuen oder Populationen (OTUs) in Form eines phylogenetischen Graphen auch größere, d. h. im Vergleich zur Größe der betreffenden ancestralen Parental-Populationen (repräsentiert durch Internodien im Baum; *hypothetical taxonomic units*, HTUs; Felsenstein 2003) viele Individuen betreffende Genfluß-Ereignisse (Migration und Durchmischung) darzustellen. Mit Hilfe verschiedener Algorithmen und

ihrer Implementierungen (*ADMIXTOOLS*, Patterson et al. 2012, und *Treemix*, Pickrell & Pritchard 2012) wurden diese *Admixture*-Graphen dabei ausschließlich auf Grundlage autosomaler Marker rekonstruiert. Unklar bleibt dabei jedoch, ob die Topologien dieser Bäume auch die maternale und paternale Phylogenese (und damit die beobachtbaren Unterschiede mitochondrialer und Y-chromosomaler Signaturen) hinreichend erklären können. Die unter identischen Topologien geschätzten *Admixture*-Raten (sie beschreiben die Bildungs-Anteile von Parental-Populationen, aus welchen eine Hybrid-Population gebildet wird) können sich dabei durchaus für die verschiedenen Datensätze unterscheiden.

Solche unterschiedlichen Durchmischungs-Raten zwischen den indigenen Papuanern und den aus Asien oder den Inseln Südost-Asiens einwandernden Austronesiern wird zudem von zahlreichen Autoren als Erklärung für die beobachteten Widersprüche diskutiert (Gomes et al. 2017, Kayser 2010, Kayser et al. 2006, 2008a, 2008b, Kimura et al. 2008, Lansing et al. 2011, Posth et al. 2018, Skoglund et al. 2016, Xu et al. 2012). Eine Verpaarungs-Präferenz genetisch mehrheitlich austronesischer und papuanischer Frauen mit genetisch unterschiedlichen Männern der anderen Gruppe (z. B. durch negativ-frequenzabhängige Selektion) könnte zu verschiedenen maternalen und paternalen phylogenetischen Signaturen geführt haben und einen Erklärungs-Ansatz für die Diskrepanzen zwischen den Datensätzen darstellen. Eine solche durch das biologische Geschlecht beeinflusste Durchmischung (*Sex-biased Admixture*) zwischen menschlichen Populationen scheint im Laufe der Menschheits-Geschichte mehrfach eine Rolle bei der Ausbildung der heutigen humangenetischen Landschaften gespielt zu haben und wurde bereits mehrfach für nichtpazifische Populationen beschrieben (z. B. Wen et al. 2004, Wilkins & Marlowe 2006, Wood et al. 2005). Das Ausmaß von *Sex-biased Admixture* wurde für die Populationen des im Rahmen der vorliegenden Arbeit gewählten Untersuchungsgebiets (Süd-Pazifik) jedoch bislang noch nicht prozessual geschätzt, sondern lediglich deskriptiv beschrieben. Damit liegen bislang noch keine wissenschaftlich fundierten Erkenntnisse darüber vor, welche der beiden Gruppen (Austronesier und Papuaner) eine Verpaarung mit Individuen der anderen Gruppe bevorzugten, welche Quantität dieser Bevorzugung zugrunde liegt und selbstverständlich, ob *Sex-biased Admixture* überhaupt im Laufe der Zeit seit der Einwanderung der Austronesier die heutige Verteilung asiatischer, d. h. austronesischer und papuanischer Marker-Varianten erklären kann.

In diesem Teil der vorliegenden Arbeit wurde somit untersucht, ob die drei zuvor diskutierten möglichen Erklärungen für das Zustandekommen der konträren autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Signaturen ausreichend sind: i) Zunächst wurde anhand der Marker-Häufigkeiten zusätzlicher, weltweit verteilter Populationen mit Hilfe linearer Regressionen eruiert, in welchem Maße

klimatische Variablen, die Pathogen-Diversität des Lebens-Umfelds sowie die topographische Höhe des Wohnorts, Einfluß auf die Verteilung der untersuchten Merkmale nahmen. Mit Hilfe der Parameter der signifikanten Regressions-Modelle konnte dann ein „selektionsbereinigter“ Schätzer für die Marker-Häufigkeiten abgeleitet werden. Dieser wurde letztlich dazu verwendet, um mit Teilen der Analysen des ersten Teils dieser Arbeit erneut die Populations-Strukturen des Untersuchungsgebiets (Süd-Pazifik) abzuleiten. Schließlich wurde ein Vergleich dieser Ergebnisse mit den Schlußfolgerungen aus den Analysen der originalen Daten herangezogen, um Auskunft über die potentielle Beeinflussung und Erklärungs-Stärke von Selektion auf bzw. für die beobachteten Diskrepanzen der Datensätze geben zu können. ii) Für acht stellvertretende Stichproben aus Kontinental-Asien, den Inseln Südost-Asiens, Neuguinea, Melanesien und Polynesien wurden zudem nach dem *ADMIXTOOL*-Verfahren (Patterson et al. 2012) *Admixture*-Bäume generiert und anhand der erwartbaren Verteilung der dazu verwendeten Statistiken geprüft, ob die so dargestellten Populations-Historien die autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Datensätze hinreichend erklären. Nur wenn eine *Admixture*-Topologie (mit ggf. voneinander stark abweichenden Durchmischungs-Raten) alle drei genetischen Datensätze gemeinsam erklären kann, scheint eine Erklärung der widersprüchlichen Daten-Signaturen durch große *Admixture*-Ereignisse plausibel zu sein. iii) Der mögliche Einfluß von *Sex-biased Admixture* wurde hingegen in einem gleichungsbasierten Modell überprüft. Dabei wurde ausgehend von einer angenommenen initialen geographischen Verteilung asiatischer und papuanischer Deme sowie unter Kenntnis der wahrscheinlichen Erstbesiedlungs-Zeiten, das Untersuchungsgebiet nach und nach besiedelt, wobei in jeder Generation ein bestimmter Anteil von Individuen in andere Deme migrieren und sich mit den dortigen Bewohnern fortpflanzen kann. Um dieses Modell realistischer zu gestalten und darüber hinaus weitere Informationen über mögliche demographische Parameter zu schätzen, wurden zudem folgende Ergänzungen vorgenommen: Zum einen erfolgte die Verteilung migrierender Individuen auf eine Menge anderer Deme invers nach der Migrations-Distanz gewichtet, d. h. es wurde angenommen, daß Migrationen zwischen geographisch näher beieinander liegenden Demen häufiger als zwischen weit voneinander entfernten Demen erfolgten. Zum anderen wurde die Migrations-Bereitschaft von Individuen in Abhängigkeit ihrer genetischen Ausstattung modelliert, um mögliche Unterschiede im Migrations-Verhalten asiatischer, d. h. austronesischer, und papuanischer Personen abzuleiten. Da im Rahmen einer Agenten-basierten Simulation der austronesischen Expansion innerhalb *Near Oceanias* (Vallée et al. 2016) Indizien für unterschiedliche Fekunditäten der papuanischen und asiatischen bzw. austronesischen Frauen gefunden wurden, wurde auch dieser Faktor als Parameter im

Modell mit einbezogen. Die Modell-Parameter wurden dann schließlich dahingehend optimiert, daß die simulierte heutige Verteilung asiatischer Marker-Varianten über alle genetischen Marker (autosomal, mitochondrial, Y-chromosomal) hinweg der tatsächlichen, heute beobachtbaren Verteilung bestmöglich entspricht. Sofern diese Modell-Parameter, von denen der *Sex-Bias* der Entscheidende zur Herstellung unterschiedlicher phylogenetischer Signaturen ist, über alle genetischen Daten bessere Ergebnisse als die entsprechenden Null-Modelle (gleichmäßige Verteilung des Anteils asiatischer Marker-Varianten im Untersuchungsgebiet) liefern, so stellt dies ein Indiz für *Sex-biased Admixture* als Erklärung der widersprüchlichen Daten-Signaturen dar.





## MATERIAL UND METHODEN

---

### 2.1 MATERIAL

#### 2.1.1 *Daten für weltweit verteilte Populationen*

Um den Einfluß der potentiellen Selektions-Faktoren auf die Häufigkeiten der bereits zuvor verwendeten genetischen Marker des süd-pazifischen Untersuchungsgebiets möglichst erwartungstreu schätzen zu können, wurden zunächst genetische Daten, diesmal aber von weltweit verteilten Populationen, gesammelt. Die Sammlung und Analyse dieser Daten erfolgte nach denselben Standards, wie sie im Kapitel „Material und Methoden“ (S. 33) des ersten Teils der vorliegenden Arbeit beschrieben wurden. Mit Hilfe dieser *Out of Sample*-Daten sollte bei der nachfolgenden „Selektions-Bereinigung“ vermieden werden, daß Teile der tatsächlichen neutralen genetischen Signaturen der Daten durch Fehlschätzung entfernt werden. Die Herkunft dieser neuen Daten sowie die entsprechenden Stichprobengrößen sind in den Tabellen A.1 (S. 293), A.2 (S. 310), A.3 (S. 322) und A.4 (S. 332) des Anhangs wiedergegeben.

Aufgrund der immensen Bearbeitungs-Dauer von 3D-Scans menschlicher Cranien wurden im Gegensatz zu den genetischen Daten keine weiteren Schädel global verteilter Populationen zum Zwecke der Schätzung des Selektions-Einflusses gescannt. Die Schätzung des Einflusses der potentiellen Selektions-Faktoren auf die Morphologie menschlicher Cranien erfolgte daher direkt mit den bereits in Teil I der vorliegenden Arbeit verwendeten (*In-Sample*-)Daten.

#### 2.1.2 *Daten zu potentiellen Selektions-Faktoren*

Als potentielle Faktoren, welche selektiv Einfluß auf die betrachteten Marker und deren Häufigkeiten nehmen könnten, wurden Pathogene, klimatische Bedingungen sowie die topographische Höhe des Lebensraums der beprobten Populationen betrachtet. Letztere wurde durch die Schnittstelle des R-Pakets *rgbif* mit der *Elevation API* (EQ9) aus der *Google Maps*-Datenbank entsprechend der zuvor bestimmten Georeferenzen ausgelesen.

Als klimatische Kennwerte wurden das Jahresmittel, -minimum und -maximum der Temperatur und der Niederschlagsmenge für die Herkunfts-Orte der Stichproben verwendet. Diese Daten, welche aus Meßreihen von etwa 60000 Wetter-Stationen zwischen den Jahren 1970 und 2000 stammen, wurden bereits in auf globaler Ebene

interpolierter Form (30-Sekunden-Raster) als *WorldClim v2* (Fick & Hijmans 2017, EQ10) zur Verfügung gestellt und mit Hilfe des *raster*-Pakets in *R* für die entsprechenden Georeferenzen (Längen- und Breitengrade) heruntergeladen. Da diese Daten lediglich für größere Landmassen in interpolierter Form vorlagen und damit für einige wenige Herkunfts-Orte (im Wesentlichen Atolle und kleine Vulkaninseln) keine interpolierten Daten zur Verfügung standen, wurden in diesen Fällen die Klima-Parameter aus den Daten der zu den entsprechenden Lokalisationen nächstgelegenen 10 Wetter-Stationen durch eine inverse Distanz-Gewichtung geschätzt. Wie bereits zuvor erwähnt, wurden die entweder durch direkten Import oder Berechnung erhaltenen klimatischen Kennwerte aus Daten im Zeitraum von 1970 bis 2000 erhalten. Selbstverständlich mögen die Klima-Parameter durch längerfristige Klimawandel (z. B. im Rahmen der letzten Eiszeit) im Laufe der Zeit variiert und somit ggf. unterschiedlich starke Klima-bedingte Selektions-Einflüsse auf menschliche Populationen gewirkt haben. Da jedoch keine zuverlässigen Klima-Parameter für die unterschiedlichen Zeitepochen (seit der Besiedlung der Erde durch den Menschen) vorhanden sind, soll davon ausgegangen werden, daß zwar die mittleren klimatischen Kennwerte im Laufe der Zeit variabel waren, die Klimazone, in der sich eine Population befindet, im Vergleich zu den anderen Klimazonen der Erde, jedoch nicht. D. h. es wird angenommen, daß beispielsweise die heute wärmsten Klimazonen im Laufe der letzten 100000 Jahre stets die Wärmsten waren, und daß in diesem Klimat stets der höchste Selektions-Druck durch hohe Temperaturen (als im Vergleich zu kühleren Klimaten) auf die in ihm lebenden Menschen ausgeübt wurden. Darüber hinaus konnten vorherige Studien (vgl. „Einführung“, S. 119) zeigen, daß viele Marker-Ausprägungen mit rezenten klimatischen Bedingungen korreliert sind, woraus häufig geschlossen wird, daß rezente Selektions-Einflüsse die Wirkung historischer Selektions-Einflüsse überprägen können.

Das Gleiche soll im Rahmen der vorliegenden Arbeit auch für die potentielle selektive Wirkung verschiedener Human-Pathogene angenommen werden. Da insbesondere für intrazelluläre Human-Pathogene im Rahmen früherer Studien (vgl. „Einführung“, S. 119) selektiv vermittelte Verschiebungen von Marker-Häufigkeiten beobachtet wurden, wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit ausschließlich ebensolche Pathogene und damit intrazelluläre protozoische sowie obligat intrazelluläre und fakultativ intrazelluläre bakterielle Pathogene einbezogen. Dabei wurden die Vertreter dieser Gruppen entsprechend ihrer potentiellen Gefährdung des Menschen gewählt, weshalb ihre Verbreitung regelmäßig von der Weltgesundheitsorganisation (WHO) überwacht wird, so daß nach identischen qualitativen Maßstäben erstellte Berichte zu ihrem Vorkommen in verschiedenen Ländern der Welt vorliegen. Einen Überblick über die so gewählten und im Rahmen der vorliegenden Arbeit betrachteten Pathogene gibt Tab. 5. Das

rezente Vorkommen dieser Pathogene und der durch sie ausgelösten Krankheiten in den einzelnen Ländern der Erde wurde entsprechend der in der GIDEON-Datenbank und -App (Global Infectious Diseases and Epidemiology Network; EQ11) zur Verfügung gestellten Daten recherchiert.

### 2.1.3 *Migrations-Verhalten rezenter Polynesier*

Die wahrscheinliche Verteilung von Migranten in Abhängigkeit von der Entfernung ihres Zielortes, welche im Rahmen des gleichungsbasierten Modells benötigt wurde, wurde mit Hilfe von Beschreibungen zu Fahrten indigener Polynesier geschätzt. Hierzu wurden die von Dening (1962) widergegebenen und im 18. und 19. Jahrhundert beobachteten intendierten Reisen und unbeabsichtigten Verdriftungen mit polynesischen Kanus, die ohne moderne westliche Hilfsmittel (z. B. Kompass, Sextant oder Karten) stattfanden, verwendet. Insbesondere der Ausgangs- sowie Ankunfts-Ort wurden dabei verwendet, um mit Hilfe ihrer geographischen Koordinaten nachfolgend geodätische Fahrt-Distanzen schätzen zu können. Es wurden ausschließlich solche Fahrten erfaßt, bei denen die Kanu-Insassen (insbesondere bei Verdriftungen durch Wind und Meeres-Strömungen) überlebten, um so realitätsgetreu unter potentiell vorhandenen Ressourcen durchführbare Migrationen über weite Distanzen zu beschreiben.

## 2.2 METHODEN

### 2.2.1 *Untersuchung selektionsbedingter Divergenzen*

#### 2.2.1.1 *Pathogen Richness als Maß der Pathogen-Diversität*

Anstatt das Vorkommen der in Tab. 5 (vgl. S. 128) aufgelisteten Pathogene am Herkunftsort einer Stichprobe selbst zu verwenden, wurde für jede beprobte Population bzw. für jedes untersuchte Individuum die Diversität der intrazellulären protozoischen sowie fakultativ und obligat intrazellulären Bakterien als *Pathogen Richness* bestimmt. Sie gibt an, wieviele der Pathogene in den drei zuvor genannten Klassen tatsächlich in der Umwelt der betrachteten Entitäten vorfindbar waren. Die *Pathogen Richness* kann somit einfach als die Summe des binär (als 0 oder 1) codierten Vorkommens (Fehlen oder Vorhandensein) im Lebensumfeld berechnet werden.

#### 2.2.1.2 *Statistische Modellierung des Selektions-Einflusses*

Aufgrund des in früheren Arbeiten häufig gefundenen linearen Zusammenhangs zwischen Marker-Ausprägungen und potentiellen Selektions-Faktoren (Blair & Feldman 2015, Guglielmino-Matessi et al. 1979, Hancock et al. 2008), wurden auch im Rahmen der vorliegenden Arbeit

Tab. 5: Pathogene und durch sie hervorgerufene Krankheiten

	Pathogene	Krankheiten
Intrazelluläre Protozoen	<i>Babesia microti</i> , <i>B. divergens</i> , <i>B. bigemina</i>	Babesiose
	<i>Leishmania tropica</i>	Leishmaniose (kutan)
	<i>Leishmania braziliensis</i>	Leishmaniose (mukokutan)
	<i>Leishmania donovani</i> , <i>L. infantum</i> , <i>L. cruzi</i>	Leishmaniose (viszeral)
	<i>Plasmodium</i> spp.	Malaria
	<i>Pleistophora</i> , <i>Trachipleistophora</i> , <i>Vittaforma</i>	Mikrosporidiose
	<i>Sarcocystis bovihominis</i> , <i>S. suihominis</i>	Sarkozystose
	<i>Toxoplasma gondii</i>	Toxoplasmose
	<i>Trypanosoma brucei gambiense</i> , <i>T. b. rhodesiense</i>	Trypanosomiasis (afrikanisch)
	<i>Trypanosoma cruzi</i>	Trypanosomiasis (amerikanisch)
Obligat intrazelluläre Bakterien	<i>Bartonella henselae</i> , <i>B. quintana</i> , <i>B. elizabethiae</i>	Bartonellose
	<i>Rickettsia caspii</i>	Boutonneuse-Fieber
	<i>Chlamydia pneumoniae</i>	<i>Chlamydia pneumoniae</i> -Infektion
	<i>Ehrlichia sennetsu</i> , <i>E. chaffeensis</i> , <i>E. phagocytophila</i>	Ehrlichiose
	<i>Rickettsia honei</i>	Fleckfieber (Flinders Island)
	<i>Rickettsia israeli</i>	Fleckfieber (israelisch)
	<i>Rickettsia japonica</i>	Fleckfieber (japanisch)
	<i>Rickettsia australis</i>	Fleckfieber (Queensland)
	<i>Rickettsia rickettsii</i>	Fleckfieber (Rocky Mountain)
	<i>Rickettsia siberica</i>	Nordasiatischer Flecken-Typhus
	<i>Chlamydia psittaci</i>	Ornithose
	<i>Coxiella burnetii</i>	Q-Fieber
	<i>Rickettsia akari</i> , <i>R. felis</i>	Rickettsiose
	<i>Rickettsia typhi</i>	Typhus (endemisch)
	<i>Rickettsia prowazekii</i>	Typhus (epidemisch)
	<i>Orientia tsutsugamushi</i>	Typhus (Scrub)
	<i>Rickettsia africae</i>	Zeckenbiß-Fieber (afrikanisch)

Fakultativ intrazelluläre Bakterien	Pathogene	Krankheiten
	<i>Haemophilus aegyptius</i>	Brasilianisches Purpur-Fieber
	<i>Rickettsia</i> spp.	Brucellose
	<i>Campylobacter jejuni</i>	Campylobacteriose
	<i>Haemophilus ducreyi</i>	Chancroid (Weicher Schanker)
	<i>Treponema pallidum</i> ssp. <i>endemicum</i>	Endemische Syphilis (Bejel)
	<i>Erysipelothrix rhusiopathiae</i>	Erysipeloid
	<i>Treponema pallidum</i> ssp. <i>pertenue</i>	Frambösie (Jaws)
	<i>Clostridium perfringens</i>	Gasbrand
	<i>Burkholderia mallei</i>	Glanders (Rotz)
	<i>Legionella</i> spp.	Legionellose
	<i>Mycobacterium leprae</i>	Lepra
	<i>Listeria monocytogenes</i>	Listeriose
	<i>Borrelia burgdorferi</i>	Lyme-Borreliose
	<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	Maligne Otitis externa
	<i>Burkholderia pseudomallei</i>	Melioidose
	<i>Bacillus anthracis</i> , <i>B. cereus</i>	Milzbrand
	<i>Rickettsia marinum</i> , <i>M. scrofulaceum</i> , <i>M. ulcerans</i>	Mykobakteriose
	<i>Nocardia</i> spp.	Nokardiose
	<i>Bordetella pertussis</i>	Pertussis (Keuchhusten)
	<i>Streptococcus pyogenes</i>	Pharyngitis (bakteriell)
	<i>Yersinia pestis</i>	Pest
	<i>Treponema carateum</i>	Pinta
	<i>Staphylococcus aureus</i>	Pyomyositis
	<i>Klebsiella</i> spp.	Rhinosklerom
	<i>Shigella</i> spp.	Shigellose
	<i>Mycobacterium tuberculosis</i>	Tuberkulose
	<i>Francisella tularensis</i>	Tularämie
	<i>Salmonella typhi</i>	Typhus- und Darm-Fieber
	<i>Yersinia enterocolitica</i>	Yersiniose

Es sind die im Rahmen der vorliegenden Arbeit als ggf. Selektionsdruckvermittelnd erachteten Pathogene, die durch sie ausgelösten Krankheits-Bilder sowie ihre Einteilung in intrazelluläre Protozoen sowie obligat und fakultativ intrazelluläre Bakterien aufgelistet.

lineare Regressions-Modelle zur Beschreibung der Abhängigkeit der Marker von diesen Faktoren verwendet. Im Rahmen der klassischen linearen Regressions-Analyse werden die Signifikanzen der einzelnen Regressoren sowie des aus der Zusammensetzung dieser Regressoren resultierenden additiven Gesamt-Modells mit Hilfe von *t*- oder *F*-Verteilungen geschätzt. Ihre Berechnung ist jedoch nur dann verlässlich, wenn die Residuen der betrachteten Regression normalverteilt und homoskedastisch sind (Jarque & Bera 1981, Schmidt & Finan 2018). Die Schätzung der Parameter linearer Regressions-Modelle selbst ist von den Verletzungen dieser Prämissen jedoch unbeeinflusst. Somit ist, wie sich aus dem Gauss-Markov-Theorem ableiten läßt, auch unter Varianz-Heterogenität und Nichtnormalität der Residuen die ordinäre Regression nach der Methode der kleinsten Quadrate immer noch der beste lineare erwartungstreue Schätzer (*best linear unbiased estimator*, BLUE) eines linearen Zusammenhangs (Caudill & Ford 1993, Wooldridge 2007). Um die zuvor genannten Prämissen im Rahmen der Schätzung des Effekts einzelner potentieller Selektions-Faktoren auf die Marker-Ausprägungen zu lockern und diese nicht weiter beachten zu müssen, wurden anstatt der klassischerweise verwendeten *t*- oder *F*-Tests die Signifikanzen der einzelnen Parameter der betrachteten Regressions-Modelle sowie der Gesamt-Modelle selbst durch Randomisierungs-Tests geschätzt. Hierfür kam das R-Paket *lmPerm* zum Einsatz.

Die Quantität eines jeden Markers der im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendeten Datensätze (Allel- und Haplotypen-Häufigkeiten für autosomale Marker, Haplogruppen-definierende SNP- und Indel-Häufigkeiten für mtDNA- und NRY-Daten sowie 1000 Schädel-Dimensionen) sollte im Folgenden durch die Ausprägungen der zehn potentiellen Selektions-Faktoren (topographische Höhe, Jahresmittel, -minimum und -maximum der Temperatur und des Niederschlags sowie die drei *Pathogen Richnesses*) geschätzt werden. Zwischen den Ausprägungen der Regressoren (potentielle Selektions-Faktoren) sind mehrere (kausale) Zusammenhänge denkbar, z. B. können Temperatur, Niederschlagsmenge und die Höhenlage Einfluß auf die Pathogen-Diversitäten nehmen oder die Jahres-Temperatur-Minima und -Maxima mit der mittleren Temperatur korrelieren. Solche multikollinearen Zusammenhänge von Regressoren können allerdings zu einer fehlerhaften Schätzung der Modellparameter führen und die Trennschärfe von Regressions-Tests negativ beeinflussen (Graham 2003). Um die Korrelations-Struktur aufzubrechen und damit die negativen Folgen der Multikollinearität zu umgehen, wurden anstatt der Ausprägungen der zuvor genannten Regressoren selbst, die sich aus ihnen ergebenden Hauptkomponenten-Werte als Regressoren herangezogen.

Bei den somit insgesamt vorliegenden zehn Regressoren stehen für die Schätzung eines jeden Markers  $2^{10} = 1024$  mögliche additive lineare Regressions-Modelle ohne Interaktions-Terme zur Verfü-

ung. Um zu evaluieren, welches dieser Modelle die Ausprägungen der untersuchten Marker am besten vorhersagen kann, wurden für alle Modelle die Parameter, ihre Signifikanzen sowie die Gesamt-Signifikanz geschätzt. Aufgrund der dabei durchgeführten multiplen Tests sowie der mit ihnen einhergehenden Kumulierung des  $\alpha$ -Fehlers, wurde im Rahmen einer konservativen Bonferroni-Korrektur das ursprünglich verwendete Signifikanz-Niveau von  $\alpha = 0.050$  auf  $\alpha' = \frac{\alpha}{1024} = 4,883 \times 10^{-5}$  reduziert und somit die mögliche Testfehler-Inflation kompensiert. Unter all den Regressionen, für welche sich unter dem neuen Niveau  $\alpha'$ , signifikante Modell-Parameter als auch ein signifikantes Gesamt-Modell ergaben, wurde final das Regressions-Modell ausgewählt, welches den größten adjustierten Determinationskoeffizienten ( $R^2$ ) aufwies.

### 2.2.1.3 Bereinigung der Daten

Unter der Annahme, daß – wie bereits zuvor diskutiert wurde – insbesondere die rezente Wirkung von Selektions-Einflüssen die Verteilung und Ausprägung biologischer Marker formte, so sollte auch die einer Population inhärente genetisch neutrale Signatur im Wesentlichen durch diese mehr oder minder rezente Wirkung erklärbar sein. Unter dieser Annahme kann die Quantität (Marker-Häufigkeit oder morphometrisches Maß) eines beliebigen Markers,  $x$ , durch das nachfolgende Modell beschrieben werden:

$$x_e = x_n + \varepsilon_s + \varepsilon$$

mit

- $x_e$  empirisch beobachtete Quantität
- $x_n$  genetisch neutrale Erwartung
- $\varepsilon_s$  selektiver Einfluß auf die Quantität von  $x$
- $\varepsilon$  individueller/stochastischer Fehler

Es wird also angenommen, daß sich die beobachtete Ausprägung des Markers ( $x_e$ ) aus den aufsummierten Effekten einer genetisch neutralen, d. h. nicht durch Selektion beeinflussten, Komponente  $x_n$ , dem (rezenten) Selektionseinfluß  $\varepsilon_s$  sowie einem individuellen oder stochastischem Fehler  $\varepsilon$  ergibt. Wird weiter angenommen, daß der letztgenannte Fehler  $\varepsilon$  einen Erwartungswert von 0 hat, so läßt sich die genetisch neutrale Komponente als

$$\hat{x}_n = x_e - \varepsilon_s$$

schätzen.

Mit Hilfe dieser Formel wurde letztlich die genetisch neutrale Signatur der Entitäten des pazifischen Untersuchungsgebiets geschätzt, wobei der selektive Einfluß  $\varepsilon_s$  aus dem zuvor identifizierten Regressions-Modell für jeden Marker (mit den bei genetischen Markern aus weltweit verteilten Populationen und für die morphometrischen Werte mit

Hilfe der pazifischen Daten geschätzten Modell-Parametern) für die Hauptkomponenten-Werte auf den empirisch beobachteten Selektions-Faktoren der einzelnen Individuen oder Populationen berechnet wurde. Um die mathematischen *Constraints* von Marker-Häufigkeiten (alle Werte liegen im Intervall von  $[0; 1]$  und die Summe über alle Marker-Häufigkeiten einer Population entspricht 1) aufrecht zu erhalten, wurden in den wenigen Fällen, in denen die Entfernung des selektiven Einflusses zu negativen Werten oder Werten von größer 1 führten, auf 0 bzw. 1 korrigiert. Im Anschluß daran wurde die Summe aller Häufigkeiten, die stets nur geringfügig von 1 abwich, durch Division der Häufigkeiten durch ihre Summe auf 1 normiert.

#### 2.2.1.4 Aufdeckung der Populations-Struktur

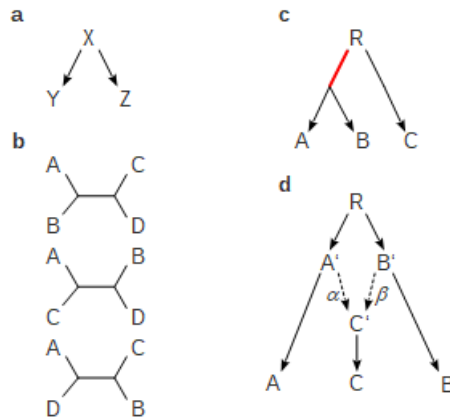
Um zu eruieren, inwiefern der selektionsbedingte Einfluß der potentiellen Selektions-Faktoren die beobachteten Divergenzen zwischen den Datensätzen erklären kann, wurden einige der in Teil I der vorliegenden Arbeit verwendeten Verfahren zur Aufdeckung der Populations-Struktur auf den selektionsbereinigten Daten wiederholt. Hierzu zählt die Daten-getriebene Identifikation genetischer Cluster sowie die Analyse und Interpretation von Hauptkomponenten- als auch *Admixture*-Plots und ein topologischer Vergleich der mit Hilfe der verschiedenen Datensätze rekonstruierten originalen und klimabereinigten phylogenetischen Bäume. Sofern sich starke Änderungen in der nach Selektions-Bereinigung feststellbaren Populations-Struktur beobachten lassen oder die zuvor anhand der originalen Daten identifizierten scheinbaren Widersprüche gar auflösen, kann dies als starkes Indiz dafür interpretiert werden, daß selektiver Einfluß eine (oder sogar die alleinige) tatsächliche Ursache der beobachteten Divergenzen ist.

#### 2.2.2 Einfluß multipler *Admixture*-Ereignisse

##### 2.2.2.1 Theoretischer Hintergrund

Um zu testen, ob einige wenige aber große *Admixture*-Ereignisse hinreichend dafür sind, die vollständige Besiedlungsgeschichte des südpazifischen Untersuchungsgebiets zu beschreiben, wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit auf einen Ansatz zurückgegriffen, welcher erstmals von Reich et al. (2009) eingeführt und im Rahmen zahlreicher weiterer Arbeiten (z. B. Lipson et al. 2013, Patterson et al. 2012, Pickrell & Pritchard 2012, Skoglund et al. 2016) weiterentwickelt und angewandt wurde. Dieser Ansatz basiert zunächst auf der Annahme evolutiver Neutralität, d. h. es wird davon ausgegangen, daß die Wirkung selektiver Prozesse vernachlässigbar ist. (Da die darauf aufbauende Theorie i. d. R. auf genomweite Daten angewandt wird, kann angenommen werden, daß sich die Auswirkungen selektiver Einflüsse, die nur als lokal und nicht genomweit wirkend angenommen werden können, über





**Abb. 17: Beispiele für Phylogenien**

**a:** Divergenter Split einer Population. **b:** Mögliche Baum-Topologien, die sich für vier verschiedene OTUs ergeben. **c:** Einfache Phylogenie ohne Genfluß-Ereignis. Die gemeinsame Entwicklungsgeschichte der Populationen A und B ist als roter Pfad dargestellt. **d:** Phylogenetischer Graph mit einem *Admixture*-Ereignis. Die beiden Parameter  $\alpha$  und  $\beta = 1 - \alpha$  repräsentieren die Anteile der Parental-Populationen, aus denen die Population  $C'$  und damit C hervorgegangen ist.

alle betrachteten Marker ausmitteln.) Somit können phylogenetische Prozesse allein als Verschiebungen von Marker-Häufigkeiten durch Zufalls-Prozesse (genetische Drift und Mutation) interpretiert werden. Wenn in der in Abb. 17a dargestellten gerichteten Phylogenie die Variablen  $x$ ,  $y$  und  $z$  die Marker-Häufigkeiten der Populationen X, Y und Z an einem Locus darstellen, so sind diese Marker-Ausprägungen Martingale, d. h. es gilt  $\mathbb{E}(y|x) = x$  und  $\mathbb{E}(z|x) = x$ : Die Erwartungswerte der Marker-Häufigkeiten (und damit die Mittelwerte über mehrere Loci) der aus Population X hervorgegangenen Populationen Y und Z,  $y$  und  $z$ , entsprechen aufgrund der Neutralitäts-Annahme also der Marker-Häufigkeit  $x$  desselben Genortes. Somit sollte zudem

$$\mathbb{E}((x - y)(x - z)) = 0$$

gelten.

Allgemein kann mit Hilfe dieser Beobachtung für beliebige vier Populationen A, B, C und D und mit Hilfe der sog.  $f_4$ -Statistik (syn.  $D$ -Statistik),

$$f_4 = \mathbb{E}((a - b)(c - d)),$$

geprüft werden, ob eine Topologie (ein phylogenetischer Baum) mit diesen Repräsentanten existent ist (*Treeness*-Test; Peter 2016). Hierzu werden die mit den drei (aus vier OTUs gebildeten und unterscheidbaren) Topologien (vgl. Abb. 17b) assoziierten  $f_4$ -Statistiken,  $\mathbb{E}((a - b)(c - d))$ ,  $\mathbb{E}((a - c)(b - d))$  und  $\mathbb{E}((a - d)(b - c))$ , anhand der empirisch erhobenen Daten geschätzt. Sofern alle drei Schätzer signifikant von 0 abweichen, kann daraus geschlußfolgert werden, daß

keine (so einfache) Topologie in der Realität existiert, welche die vier Populationen A, B, C und D enthält.

Möchte man hingegen den Anteil an Markern untersuchen, die zwei Populationen (A und B) mit einer dritten Population (C) teilen, so kann die  $f_4$ -Statistik (wie bereits am Ende des vorletzten Absatzes angedeutet wurde) zur  $f_3$ -Statistik reduziert werden:

$$f_3 = \mathbb{E}((c - a)(c - b))$$

Wird die in Abb. 17c dargestellte Phylogenie betrachtet, so ist leicht ersichtlich, daß der Anteil der zwischen den Populationen A und B geteilten Marker im Vergleich zu C größer oder gleich 0 sein wird, da A und B eine gemeinsame Stammesgeschichte (bis zur Wurzel R) teilen (in Abb. 17c hervorgehobene Teilstrecke; daraus wird ersichtlich, daß  $f_3$  auch als der gemeinsam geteilte Pfad innerhalb des phylogenetischen Baumes interpretiert werden kann). Unter der Prämisse der Neutralität muß also für beliebige azyklische Topologien dieser Form  $\mathbb{E}((c - a)(c - b)) \geq 0$  gelten.

Anstelle des einfachen Baumes aus Abb. 17c, welcher eine einfache Phylogenie ohne zusätzliches Genfluß-Ereignis darstellt, soll nun der Baum aus Abb. 17d als Abbild der Realität angenommen werden. Es soll also angenommen werden, daß die ancestrale Population C', aus der sich durch weitere neutrale genetische Prozesse die Entität C entwickelt hat, durch eine Hybridisierung zwischen Teilen der ancestralen Populationen A' und B' hervorgegangen ist. Nun gibt es mehrere Pfade zwischen den OTUs C und A sowie C und B, die unterschiedlich lang sein können. In der Interpretation der  $f_3$ -Statistik als die Länge des Pfades, welcher beiden Teilstrecken gemein ist, können nun jedoch auch negative Pfad-Längen entstehen, d. h.  $\mathbb{E}((c - a)(c - b)) < 0$ . Durch die Detektion einer  $f_3$ -Statistik, die signifikant kleiner als 0 ist, kann somit indirekt darauf geschlossen werden, daß es in der Populations-Historie der untersuchten Entitäten ein *Admixture*-Ereignis gegeben haben muß. Wenn  $\alpha$  und  $\beta = 1 - \alpha$  die Anteile aus der Population A' bzw. B' darstellen, mit denen C' gebildet wurde, so läßt sich die  $f_3$ -Statistik zusätzlich zu

$$\mathbb{E}((c - a)(c - b)) = \mathbb{E}((c - c')^2) - \alpha\beta\mathbb{E}((a' - b')^2)$$

umformen. Durch zusätzliche Schätzung der ancestralen Marker-Häufigkeiten  $a'$ ,  $b'$  sowie  $c'$  und durch Auflösen nach dem Produkt  $\alpha\beta = \alpha \times (1 - \alpha)$  lassen sich so schließlich auch die beiden *Admixture*-Parameter ( $\alpha$  und  $\beta$ ) selbst bestimmen.

Mit Hilfe beider Statistiken,  $f_3$  und  $f_4$ , läßt sich für eine beliebige Phylogenie mit (oder ohne) *Admixture*-Ereignisse testen, ob die vorgegebene Topologie potentiell existent ist und somit, ob die Daten die Topologie unterstützen und wie groß die historischen *Admixture*-Parameter waren, die zur Bildung einer neuen (Hybrid-)Population geführt haben. Diese Teststatistiken sind nicht mit Wrights *F*-Statistiken

( $F_{IS}$ ,  $F_{IT}$  und  $F_{ST}$ ; Wright 1949) identisch, stehen jedoch in enger mathematischer Beziehung zueinander (Peter 2016). Da im Rahmen der vorliegenden Arbeit keine genomweiten Daten zur Eruierung von *Admixture*-Bäumen zur Verfügung standen, wäre die Prämisse der evolutionen Neutralität eigentlich nicht gegeben. Da im Rahmen der zuvor durchgeführten Identifikation und Entfernung des Einflusses potentieller Selektions-Faktoren die genetisch neutralen Marker-Häufigkeiten geschätzt wurden, wurden diese anstatt des originalen Datensatzes für die zuvor beschriebene *Admixture*-Methodik verwendet.

#### 2.2.2.2 Vorgehen

Aufgrund des exponentiellen Wachstums gewöhnlicher phylogenetischer Graphen-Topologien mit der Anzahl an Blättern (OTUs), wurden in der vorliegenden Arbeit lediglich für einige wenige stellvertretende Populationen des Süd-Pazifiks *Admixture*-Bäume generiert und deren Unterstützung durch die zuvor beschriebenen  $f$ -Statistiken überprüft. Dabei handelte es sich um südchinesische und malaysische Stellvertreter des südostasiatischen Festlands, Philippiner und Taiwaner als Repräsentanten der Festland-nahen Inseln Südost-Asiens (ISEA), Vertreter des zentralen Hochlands Papua-Neuguineas (welche gemeinhin als weitestgehend den ursprünglichen reinen papuanischen Genotyp repräsentierend angesehen werden) sowie zwei Populationen der pazifischen Inselwelt (Cook-Inseln, Fidschi und Tonga). Sofern für diese Repräsentanten mehrere Stichproben vorlagen, wurden diese gemittelt. Mit den so aufbereiteten Daten erfolgte schließlich die Schätzung der  $f_4$ -Statistiken für die Permutationen der oben genannten Populationen (A, B, C und D mit den korrespondierenden Häufigkeiten des  $i$ -ten von insgesamt  $m$  Markern  $a_i$ ,  $b_i$ ,  $c_i$  und  $d_i$ ) als

$$\bar{f}_4 = \frac{\sum_{i=1}^m ((a_i - b_i)(c_i - d_i))}{m}.$$

Da im Rahmen der vorherigen Untersuchungen (vgl. „Untersuchung selektionsbedingter Divergenzen“, S. 153) ein Einfluß potentieller Selektions-Faktoren auf die Marker-Häufigkeiten festgestellt werden konnte und da die Grund-Prämissen von Reichs (2009) Theorie der *Admixture*-Statistiken die Abwesenheit von Selektion ist, wurden zur Schätzung der mittleren  $f_4$ -Statistiken,  $\bar{f}_4$ , die selektionsbereinigten Marker-Häufigkeiten verwendet. Darüber hinaus erfolgte zudem eine Schätzung des Standard-Fehlers dieser Mittelwerte und mit ihrer Hilfe die Berechnung von 95 %-Konfidenz-Intervallen für die empirisch ermittelten  $f_4$ -Werte. Sie wurden schließlich dazu verwendet, um zu testen, ob die empirisch beobachteten Parameter signifikant von 0 abweichen und so die Existenz eines betrachteten Baumes stützen oder *Admixture*-Ereignisse implizieren.

Ob eine vorgegebene (*Admixture*-)Baum-Topologie durch die empirisch erhobenen Daten gestützt wird und wie groß die optimalen *Admixture*-Parameter dabei sind, wurde mit Hilfe des R-Pakets *admixturegraph* bestimmt. Dabei wurden alle möglichen Topologien für die oben genannten acht Stellvertreter mit bis zu vier *Admixture*-Ereignissen für die autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Daten separat getestet. Da die Anzahl möglicher Topologien mit der Anzahl an stellvertretenden Populationen und *Admixture*-Ereignissen superexponentiell wächst (Leppälä et al. 2017, Lipson 2020), wurde, ausgehend von den auf Grundlage der autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Daten abgeleiteten *Neighbor-Joining*-Graphen, durch Permutationen der OTUs und Hinzufügen von *Admixture*-Ereignissen an allen möglichen Positionen nach einem Baum gesucht, welcher die empirisch geschätzten  $f$ -Statistiken aller Datensätze hinreichend erklärt. Dies gelang jedoch nicht, weshalb nach Entfernen der malaysischen und tonganischen Repräsentanten der vollständige Raum möglicher *Admixture*-Topologien (insgesamt mehr als 200 Millionen Kombinations-Möglichkeiten) überprüft wurde. Für jeden dieser Bäume wurden die Astlängen und *Admixture*-Parameter dann so bestimmt, daß die Diskrepanz zwischen den theoretischen und empirisch erhobenen  $f$ -Statistiken minimiert wurde. Dabei wurde nur nach solchen Topologien gesucht, welche sowohl durch die autosomalen und mitochondrialen als auch durch die Y-chromosomalen  $f_4$ -Schätzer gestützt wurden und damit indizierten, daß zur vollständigen Beschreibung der Populations-Historie des Süd-Pazifiks (und damit zur Erklärung der Diskrepanzen zwischen autosomalen, mitochondrialen und NRY-Daten) einige wenige *Admixture*-Ereignisse hinreichend sind. Es wurde also nach gemeinsam unterstützten Topologien gesucht, wobei sich die geschätzten *Admixture*-Parameter (und damit der Anteil der Durchmischung im Rahmen von Genfluß-Ereignissen) aber unterscheiden können. Unter den möglichen Kandidaten wurde schließlich die Topologie als die Wahrscheinlichste gewählt, welche über die drei genetischen Datensätze hinweg die kleinste Fehlerquadratsumme (Summe der quadrierten Differenzen zwischen empirisch erhobenen und für die entsprechenden Topologien theoretisch geschätzten  $f_4$ -Werte) aufwies. Um einen Überlauf des Puffers im Rahmen der Generierung der *Admixture*-Bäume zu verhindern, wurden die entsprechenden Funktionen des *admixturegraph*-Pakets modifiziert und die Schätzung der optimalen Anpassung eines jeden Graphen an empirisch geschätzten  $f_4$ -Statistiken auf 10 Kernen parallelisiert. Dennoch benötigte die Abarbeitung aller Topologien, ihre Anpassung und der Vergleich der geschätzten theoretischen mit den empirisch ermittelten  $f_4$ -Statistiken, mehrere Wochen.

### 2.2.3 Wirkung von *Sex-biased Admixture*

#### 2.2.3.1 Überblick

Eine weitere Erklärung dafür, daß sich die rezenten mikroevolutiven und populationshistorischen Signaturen, überwiegend der Geschlechtsspezifischen Marker (originale mitochondriale und Y-chromosomale Haplogruppen-definierende SNPs und Indels im Rahmen der vorliegenden Arbeit), widersprechen, könnte eine ungleichmäßige Fortpflanzungs-Präferenz zwischen Frauen und Männern der im Rahmen der austronesischen Expansion ins Besiedlungsgebiet der indigenen Papuaner einwandernden asiatischen Austronesier sein. Aufgrund der beobachtbaren unterschiedlichen Verteilung asiatisch- und papuanisch-stämmiger Marker-Varianten gehen beispielsweise Gomes et al. (2017) oder Skoglund et al. (2016) davon aus, daß an der Durchmischung der ankommenden Austronesier mit den ortsansässigen Papuanern überwiegend asiatische Frauen (und weniger austronesische Männer) beteiligt waren. Diese Schlußfolgerungen stehen auch im Einklang mit der Beobachtung, daß in geographischen Regionen der Inseln Südost-Asiens, in denen die austronesisch-papuanische Durchmischung primär stattgefunden hat, ein größerer Anteil asiatischer X-chromosomaler Marker als autosomaler Marker vorfindbar ist (Cox et al. 2010). Auch Vallée et al. (2016) fanden in einer Agenten-basierten Simulation der austronesischen Expansion innerhalb der Inseln Südost-Asiens und West-Neuguineas Indizien für eine Paarungs-Präferenz zwischen austronesischen Frauen und papuanischen Männern, nicht jedoch für verstärkt bevorzugte Paarungen zwischen papuanischen Frauen und austronesischen Männern.

Doch trotz zahlreicher Indizien fehlt bislang der Nachweis, daß ein solcher Prozess, *Sex-biased Admixture*, im Laufe der Zeit eine so ungleiche Verteilung asiatischer und papuanischer Marker-Varianten der (Geschlechtsspezifischen) Genome akkumulieren konnte. Um den prozessualen Nachweis zu erbringen, daß *Sex-biased Admixture* die heutige widersprüchliche Datenlage erklären kann, sollte zunächst – motiviert durch Vallée et al. (2016) – die Besiedlungsgeschichte des gesamtpazifischen Raumes auf individueller Basis (in einem Agenten-basierten Modell) simuliert werden. Die Laufzeit eines Simulations-Durchlaufes der Implementierung dieses Vorhabens in *R* dauerte jedoch trotz intensiver Optimierungs-Bemühungen mit mehr als einer Stunde zu lange, um die Modell-Parameter von Interesse (insbesondere das Verpaarungs-Ungleichgewicht zwischen Frauen und Männern der austronesischen und papuanischen Repräsentanten) in vertretbarer Zeit schätzen zu können. Aus diesem Grund wurde letztlich ein gleichungsbasiertes Modell entwickelt, welches die Verteilung von Migranten zwischen Stellvertreter-Populationen und damit die mittleren Änderungen in den Anteilen asiatisch- und papuanisch-stämmiger Marker-Varianten emuliert.

### 2.2.3.2 Zusammenfassung der Stichproben zu Deme

Die im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendeten genetischen Daten (klassische genetische Marker, HLA-Allele, mtDNA, NRY-SNPs) wurden häufig nicht an identischen Kollektiven erhoben und stammen zudem häufig von voneinander leicht verschiedenen geographischen Lokalitäten. Um die Vergleichbarkeit der Daten untereinander zu erhöhen, wurden die Stichproben der genetischen Daten zu sie stellvertretenden Gruppen, im Folgenden „Deme“ genannt, zusammengefaßt. Hierzu wurden zunächst Dem-Orte entsprechend der rezenten Populations-Dichten über den Landflächen des Untersuchungsgebiets verteilt. Da viele der größeren pazifischen Inseln (z. B. Borneo, Neuguinea) gebirgiges Hinterland aufweisen, in dem die Tragfähigkeit des Landes selbst und damit die Populations-Dichte geringer ist, wurden in diesen Regionen im Vergleich zu den Küsten-Gebieten weniger Deme initialisiert (vgl. Vallée et al. 2016). Auf diese Weise entstanden für die größeren Inseln ungefähr ein Dem pro 6000 km<sup>2</sup> Landfläche. Bei den kleineren Inseln des Untersuchungsgebiets wurden hingegen nur die Größten unter ihnen mit Deme besetzt, um eine Vergleichbarkeit der Dem-Dichte zu den großen Inseln zu gewährleisten. Die geographische Verteilung der so gebildeten Deme ist in Abb. 18 (S. 143) dargestellt. Zusätzlich wurden in geringerer Dichte auch Deme auf dem südostasiatischen Festland initialisiert, um im gleichungsbasierten Modell auch Migrationen über Land zuzulassen.

Für jede Stichprobe der zuvor genannten genetischen Daten wurde dann anhand der Georeferenzen das nächstgelegene Dem gesucht. Aus den Marker-Häufigkeiten der zu einem bestimmten Dem nächstgelegenen Populationen wurden entsprechend der geodätischen Entfernung invers Distanz- und Stichprobengrößen-gewichtete Mittelwerte berechnet. Diese Dem-repräsentierenden Marker-Mittelwerte dienten schließlich als Grundlage zur Schätzung demographischer Parameter im Rahmen der gleichungsbasierten Modellierung.

### 2.2.3.3 Schätzung des Anteils asiatischer Marker-Varianten (*Asian Ancestry*)

Anstatt die Verteilung der hier untersuchten Marker-Häufigkeiten während der austronesischen Expansion selbst zu modellieren, wurde lediglich der Anteil asiatischer Marker-Varianten innerhalb der zuvor initialisierten Deme nachgebildet. Da ein solches Maß Auskunft über den Anteil der Durchmischung einer Population mit asiastämmigen Individuen geben kann, wird es auch als *Asian Ancestry* bezeichnet. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde die *Asian*

*Ancestry* nach dem von Chakraborty et al. (1992) vorgeschlagenen modifizierten und gewichteten *Least Squares*-Schätzer als

$$\hat{\mu} = \frac{\sum_{\ell=1}^L \sum_{i=1}^{r_{\ell}} \left( x_{pi}^{(\ell)} - x_{ai}^{(\ell)} \right) \left( x_{hi}^{(\ell)} - x_{ai}^{(\ell)} \right) / x_{hi}^{(\ell)}}{\sum_{\ell=1}^L \sum_{i=1}^{r_{\ell}} \left( x_{pi}^{(\ell)} - x_{ai}^{(\ell)} \right)^2 / x_{hi}^{(\ell)}}$$

mit

$\hat{\mu}$	<i>Asian Ancestry</i>
$L$	Anzahl untersuchter Loci
$r_{\ell}$	Anzahl der Varianten (z. B. Allele) am Genort $\ell$
$x_{pi}^{(\ell)}$	Marker-Häufigkeit einer rein papuanischen Population
$x_{ai}^{(\ell)}$	Marker-Häufigkeit einer rein asiatischen Population
$x_{hi}^{(\ell)}$	Marker-Häufigkeit einer möglichen Hybrid-Population

geschätzt. Dabei erfolgte die Schätzung der *Asian Ancestry* also als Steigung einer Regression mit dem durch  $x_{hi}^{(\ell)}$  normierten Regressor  $\left( x_{pi}^{(\ell)} - x_{ai}^{(\ell)} \right)$  sowie dem Regressanden  $\left( x_{hi}^{(\ell)} - x_{ai}^{(\ell)} \right)$ , und damit mit Hilfe der Differenzen in den Marker-Häufigkeiten der reinen Papuaner und reinen Asiaten stellvertretenden (Proxy-)Populationen bzw. einer rein asiatischen und der zu testenden Population.

In bisherigen Studien zur Besiedlungsgeschichte des südpazifischen Untersuchungsgebiets und dabei auftretender Durchmischungen zwischen indigenen papuanischen und asiatischen Individuen wurden i. d. R. Populationen der südchinesischen Küste (z. B. Han-Chinesen) als Stellvertreter rein asiatischer Populationen und Bewohner des Hochlands Papua-Neuguineas als Proxy-Populationen rein papuanischer Menschengruppen gewählt (z. B. Bergström et al. 2017, Cox et al. 2010, Lansing et al. 2011, Skoglund et al. 2016, Vallée et al. 2016). Die Wahl der indigenen Hochland-Papuaner geht im Wesentlichen darauf zurück, daß sie als weitestgehend isoliert von den sich innerhalb des Pazifiks im Rahmen der austronesischen Expansion ausbreitenden Asiaten gelten (Cox 2008). Diesem Vorgehen früherer Studien wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit gefolgt und das in Abb. 18 (S. 143) als Dreieck dargestellte Dem als papuanische sowie eines der als Quadrate dargestellten Deme Süd-Chinas (entsprechend der vorliegenden Stichproben für die autosomalen und Geschlechtsspezifische Marker je Dem) als asiatische Proxy-Populationen gewählt. Darüber hinaus wurden die Proxy-Deme auch danach gewählt, daß sie ein möglichst vollständiges Abbild der HLA-Gene repräsentieren, so daß – sofern diese HLA-Marker auch bei den dann betrachteten Hybrid-Populationen vorliegen, für welche die *Asian Ancestry* geschätzt werden sollte – möglichst auch diese zur Schätzung des Maßes mit verwendet werden konnten.

Um darüber hinaus zu eruieren, wie gut die Schätzung der *Asian Ancestries* mit Hilfe der genomisch gering-auflösenden Marker im Ver-

gleich zu genomweiten SNPs und damit deutlich höher auflösenden Daten abschneidet, wurden die hier ermittelten Schätzer mit denen von Vallée et al. (2016) für einige vergleichbare Populationen wiedergegebenen autosomalen und X-chromosomalen Ancestries korreliert. Dabei kam der Pearson-Korrelationskoeffizient zum Einsatz, wobei aufgrund einer nicht vorliegenden bivariaten Normalverteilung die statistische Signifikanz mit Hilfe eines Randomisierungs-Ansatzes (mit Hilfe der Korrelationskoeffizienten als Teststatistik) überprüft wurde. Im Gegensatz zu der im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendeten und fast ausschließlich maternal vererbten mitochondrialen DNA, wird die X-chromosomale DNA zu einem Drittel auch paternal vererbt. Dennoch kann die X-chromosomale DNA für Analysen weiblicher Nachkommenslinien verwendet werden, da die im Mittel häufigere maternale Vererbung die paternalen Muster überdecken kann. Somit wird davon ausgegangen, daß auch eine signifikante Korrelation zwischen den auf Grundlage mitochondrialer und X-chromosomaler Daten geschätzten *Asian Ancestries* zu finden sein wird.

#### 2.2.3.4 *Migrations-Verhalten indigener, rezenter Polynesier*

Eine erste explorative Begutachtung der Angaben zu intendierten Kanu-Fahrten und unbeabsichtigten, zufälligen Kanu-Verdriftungen zeigte, daß Ortswechsel durch Überwindung kleiner Distanzen gegenüber großen Entfernungen deutlich bevorzugt sind. Diese Daten zum Migrations-Verhalten sollten hier zur Schätzung der Verteilung von Migranten unter gegebenen geodätischen Distanzen genutzt werden. Aus diesem Grund wurde die den Daten zugrunde liegende Verteilung unter mehreren in Frage kommenden Verteilungen (Beta-, Exponential-, Gamma- und Lognormal-Verteilung) indirekt mit Hilfe des Cullen-Frey-Graphen (Cullen & Frey 1999) (R-Paket *fitdistrplus*) bestimmt. Dabei wird die Kurtosis (Wölbung) der Stichprobe gegen das Quadrat ihrer Schiefe aufgetragen. Darüber hinaus sind die erwartbaren Bereiche beider Parameter der zuvor genannten Verteilungen im Cullen-Frey-Graphen dargestellt. Je nachdem, wo der Punkt der Stichprobe zu liegen kommt, kann so indirekt über die Schiefe und Wölbung der Verteilung auf die Verteilung selbst rückgeschlossen werden. Dann wurde die Funktion der entsprechend identifizierten Verteilung an die empirischen Daten zum Migrationsverhalten angepaßt (wobei, da die Daten einer Beta-Verteilung folgen, die geodätischen Migrations-Distanzen durch Division mit der größten zurückgelegten Distanz auf Werte im inklusiven Intervall von 0 bis 1 transformiert wurden).

#### 2.2.3.5 *Gleichungsbasiertes Modell*

INITIALE VERTEILUNG VON ASIAN ANCESTRIES    Das entwickelte Modell sollte schließlich die Verteilung asiatischer Marker-Varianten



der Autosomen, des Mitochondrioms sowie der Y-Chromosomen seit Beginn der austronesischen Expansion (vor ca. 4500 Jahren) nachbilden, welche – möglicherweise vermittelt durch *Sex-biased Admixture* – zu den heute beobachtbaren und scheinbar widersprüchlichen Signaturen innerhalb des südpazifischen Untersuchungsgebiets geführt hat. Dabei wurde von einer initialen Verteilung homogener und damit noch nicht miteinander durchmischter asiatischer und papuanischer Populationen (repräsentiert durch die zuvor gebildeten Deme) ausgegangen (vgl. Abb. 18). Es wird also angenommen, daß es initial spezifische asiatische und papuanische Marker-Varianten gibt, die entweder nur innerhalb der asiatischen oder papuanischen Deme vorgefunden werden können. Dies bedeutet aber nicht, daß in der Realität die Vertreter beider Gruppen nicht auch andere Marker tragen konnten, die in beiden Gruppen präsent waren (z. B. solche Marker, die bereits in Afrika entstanden sind).

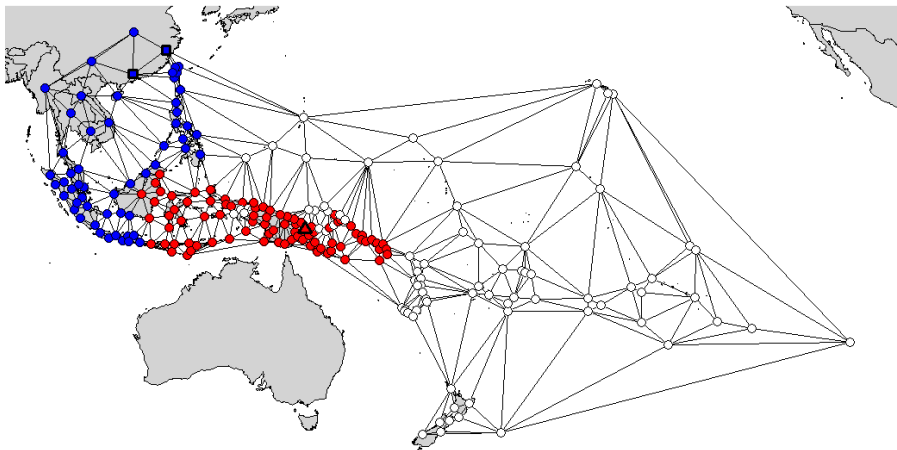
Die gewählte geographische Verteilung wird dabei durch verschiedene frühere Forschungs-Ergebnisse gestützt: Beispielsweise weisen einige indonesische Schädel-Funde aus dem Neolithikum Charakteristika auf, welche auf eine stärkere Assoziation mit rezenten Neuguineanern als mit Ostasiaten schließen lassen, weshalb bereits Howells (1976) von einer größeren Ausdehnung des papuanischen Lebensraums über weite Gebiete des heutigen Indonesiens ausging. Hierfür spricht zudem das Vorfinden papuanischer Sprachgebiete in einigen Neuguinea nahe liegenden Regionen Indonesiens (vgl. Abb. 2, S. 10). Aber auch die Agenten-basierte Simulation der austronesischen Expansion innerhalb der Inseln Südost-Asiens (Vallée et al. 2016) erbrachte Indizien für eine initiale Verteilung asiatischer Stellvertreter, die (neben Taiwan und den Philippinen) lediglich Sumatra, Java und in den westlichen Regionen Borneos präsent waren. Auch weitere genetische Befunde (Lipson et al. 2014) festigen die Annahme einer solchen initialen Verteilung asiatischer Genotypen innerhalb *Near Oceanias*. Zusätzlich kann auch die Identifikation von Trägern der Y-chromosomalen Haplogruppe C-M38 innerhalb Borneos, deren Verbreitung im Wesentlichen auf die Inseln Ost-Indonesiens und Neuguinea begrenzt ist, als Indiz für eine frühere teilweise Besetzung Borneos durch Menschen des genetisch papuanischen Typs gewertet werden (Kayser et al. 2003). Entsprechend früherer Befunde (vgl. „Stand der Forschung“, S. 3) wurden auch die Inseln der westlichen und zentralen Salomonen mit papuanischen Entitäten initialisiert. Darüber hinaus gibt es zum Simulations-Start noch unbesiedelte Dem-Orte, die als weiße Kreise in Abb. 18 dargestellt wurden.

**MODELL-PRÄMISSEN** Um die Verteilung der Asien-spezifischen Marker nachzubilden, welche durch austronesisch-sprachige Individuen im gesamten Pazifik-Raum (exklusive des papuanischen Kerngebiets in und um Neuguinea herum) im Rahmen der austronesischen

Expansion verbreitet wurden, lief das gleichungsbasierte Modell über 200 Generationen. Dabei wurde von einer Generationsdauer von 22,5 Jahren ausgegangen, so daß der Zeitraum der vergangenen 4500 Jahre simuliert wird (angenommener Start-Zeitpunkt der austronesischen Expansion). Darüber hinaus wurden zur vereinfachten Modellierung weitere Annahmen getroffen: i) Damit sich die in jeder Generation in einem Dem ankommenden Immigranten vollständig integrieren und so potentiell mit allen Individuen desselben Dems paaren können, wird davon ausgegangen, daß die Deme panmiktisch sind. ii) Darüber hinaus wird angenommen, daß die Tragfähigkeit eines jeden Dems und damit die sie repräsentierenden Individuen identisch sowie zeitlich konstant bzw. identisch anwachsend sein sollen. iii) Die Einwohnerzahlen der Deme sollen zudem groß genug sein, um Drift-Effekte und damit die Veränderung der *Asian Ancestry* durch zufällige Prozesse auszuschließen. iv) Zusätzlich wird angenommen, daß allein anhand der genetischen Ausstattung der Gameten, die jedes Individuum an seine Nachkommen weitergibt, Rückschlüsse auf die Zugehörigkeit zu einer der beiden Ethnien (Asiaten vs. Papuaner) möglich sind, und daß Individuen mit genetisch identischen Gameten dieselben demographischen Charakteristika aufweisen und dasselbe monogame sowie Migrations-Verhalten zeigen.

v) Zuletzt werden schließlich Individuen als haploide Personen mit einem einzigen Genort repräsentiert. Damit tragen weibliche Individuen je eine autosomale und eine mitochondriale Marker-Variante und männliche Individuen dementsprechend eine autosomale sowie eine Y-chromosomale Marker-Variante. Bei der Paarung der beiden Geschlechter resultieren also (unter Berücksichtigung von Annahme iv) zur Hälfte weibliche und männliche Nachkommen, die zur Hälfte denselben autosomalen Gameten wie die Mutter oder der Vater erhalten. Weibliche Nachkommen erhalten zusätzlich den maternalen mitochondrialen Marker und männliche Nachkommen die Y-chromosomale Marker-Variante des Vaters, wobei die Zuweisung unabhängig von der Vererbung des autosomalen Markers stattfindet. Die Modell-Prämisse v) entspricht zwar selbstverständlich nicht der Realität, sollte jedoch keinen Einfluß auf das Modellierungs-Ergebnis haben, da ohnehin lediglich 2 mögliche Marker-Varianten pro Genort und Individuum angenommen werden und der Anteil der asiatisch-stämmigen Marker-Variante durch Mitteln über das gesamte Dem betrachtet wird. Es wird lediglich eine autosomale Marker-Variante bei der Geburt determiniert, die stets an die Nachkommen vererbt wird.

**MODELL-PARAMETER** Entsprechend der Häufigkeit der autosomalen Gameten-Genotypen innerhalb eines Dems, welche (gemäß der zuvor angeführten Modell-Prämissen) die Ethnien-Zugehörigkeit der Individuen determiniert, können unterschiedliche Anteile der als asiatisch bzw. papuanisch identifizierten Dem-Stellvertreter je Genera-



**Abb. 18: Deme, initiale Verteilung der Asian Ancestry und Migrations-Wege**

Die Karte zeigt die im Rahmen der vorliegenden Arbeit zur Zusammenfassung der untersuchten Stichproben zu geographisch eindeutig einander zuordenbaren Entitäten gebildeten Deme (Kreise, Quadrate, Dreieck). Die blau ausgefüllten Symbole geben dabei die angenommene Verteilung rein asiatischer Populationen (mit Asien-spezifischen Markern), die roten Symbole die rein papuanischer Populationen wider, so wie sie zum Start der austronesischen Expansion (vor ca. 4500 Jahren vor heute) im Rahmen des gleichungsbasierten Modells angenommen wurde. Die weißen Kreise stellen zum Simulations-Start noch unbesiedelte Dem-Orte dar, die erst nach und nach (entsprechend der frühesten ermittelten Radiocarbon-Datierungen der assoziierten geographischen Lokalitäten) besiedelt wurden. Das große Dreieck innerhalb Neuguineas repräsentiert die papuanische Proxy-Population (Bewohner des Hochlands Papua-Neuguineas), welche zur Schätzung der *Asian Ancestries* der anderen Deme verwendet wurden. Als asiatische Proxy-Populationen dienten die als große Quadrate innerhalb Süd-Chinas repräsentierten Deme. Die Linien zwischen den dargestellten Demen geben die im Rahmen der Modellierung angenommenen möglichen Migrations-Pfade an, welche den Austausch von Individuen eines jeden Dems mit den benachbarten Demen erlauben.

tion emigrieren. Bei höheren Migrations-Parametern, wie sie aufgrund besserer nautischer Fähigkeiten und Segeltechniken nach früheren Studien (Bellwood et al. 1995, Vallée et al. 2016) für die nach *Remote Oceania* einwandernden asiatisch geprägten Migranten im Vergleich zu den Papuanern angenommen wurden, sollte so sichergestellt werden, daß sich Individuen und die mit ihnen assoziierten Genotypen potentiell schneller in benachbarten Demen durchsetzen können. Darüber hinaus wurde im Rahmen des gleichungsbasierten Modells auch ein weiterer Modell-Parameter implementiert, welcher den mittleren Unterschied in den Fekunditäten asiatischer und papuanischer Individuen angibt. Zusammen mit einem Verpaarungs-Ungleichgewicht, welches die Abweichung der Paarungen zwischen asiatischen Frauen und papuanischen Männern bzw. papuanischen Frauen und asiatischen Männern vom rein stochastisch erwartbaren Anteil angibt, berücksichtigt das hier vorgestellte gleichungsbasierte Modell somit vier Parameter, i) die asiatische Migrationsrate  $m_a$ , ii) die papuani-

sche Migrationsrate  $m_p$ , iii) die Fekunditäts-Differenz  $f_d$  und iv) das Verpaarungs-Ungleichgewicht  $M$ .

Das Grund-Modell wiederholt in jeder Generation für alle besiedelten Deme dieselben Schritte: Zunächst emigriert entsprechend der beiden Migrations-Parameter ein bestimmter Anteil an Individuen in die benachbarten Deme. Nach der Immigration dieser Migranten findet die Fortpflanzung statt.

**MIGRATION** Im Rahmen der Migration wird zunächst der Anteil asiatischer und papuanischer Individuen,  $\pi_a^{(i)}$  und  $\pi_p^{(i)}$ , aus den autosomalen Gameten für jedes Dem  $i$  determiniert. Eine Multiplikation dieser Anteile mit den Migrationsraten und damit  $\phi_a^{(i)} = \pi_a^{(i)} \times m_a$  bzw.  $\phi_p^{(i)} = \pi_p^{(i)} \times m_p$  ergibt den Anteil der aus dem betrachteten Dem  $i$  emigrierenden Asiaten bzw. Papuaner. Beide Migrationsraten-Parameter,  $m_a$  und  $m_p$ , können potentiell Werte im inklusiven Intervall von 0 (Ethnie emigriert überhaupt nicht) bis 1 (alle Individuen emigrieren in jeder Generation aus allen Demen) annehmen ( $m_a, m_p \in [0; 1]$ ). Die Auswahl der Emigranten erfolgt dabei unabhängig von der Ausprägung der geschlechtsspezifischen Marker, so daß alle (autosomalen und gonosomalen) Gesamt-Genotypen proportional zu ihrer Häufigkeit im Dem selbst, dieses in jeder Generation verlassen.

Dementsprechend läßt sich auch der Anteil der nicht-emigrierenden und somit in der betrachteten Generation im Dem verbleibenden asiatischen und papuanischen Individuen als  $\kappa_a^{(i)} = \pi_a^{(i)} \times (1 - m_a)$  bzw.  $\kappa_p^{(i)} = \pi_p^{(i)} \times (1 - m_p)$  berechnen. Da der Emigrations-Prozess die Marker-Häufigkeiten der Ethnien-Mitglieder eines Dems im Mittel nicht verändert, sind sowohl die Emigranten als auch der nicht-emigrierende Anteil an Individuen durch das gleiche Marker-Spektrum charakterisiert.

Die Emigranten eines jeden Dems können schließlich in die benachbarten Deme einwandern. Welche Deme dabei benachbart sind wurde mit Hilfe einer Delaunay-Triangulation (unter Verwendung des R-Pakets *deldir*; Delaunay 1934) auf den geographischen Koordinaten der Deme bestimmt, wobei die Kanten der daraus resultierenden Dreiecke als Migrations-Pfade interpretiert wurden. Demnach sind zwei Deme immer dann benachbart, wenn sie durch eine Kante miteinander verbunden sind. Um unwahrscheinliche Migrations-Wege und Nachbarschaften (z. B. zwischen Hawaii und dem asiatischen Festland oder Neuseeland und Indonesien) auszuschließen, wurden diese Kanten manuell entfernt. Die so entstandenen angenommenen Migrations-Pfade und Nachbarschaften sind in Abb. 18 dargestellt. Darüber hinaus wurde eine Einwanderung in benachbarte Deme nur dann erlaubt, wenn der früheste nachgewiesene Erstbesiedlungs-Zeitpunkt der Region, in der ein Dem liegt, vor dem modellierten Zeitpunkt lag. Als Erstbesiedlungs-Zeitpunkte dienten hierbei die von

Rieth & Cochrane (2018), vgl. Abb. 1 (S. 4), widergegebenen frühesten Radiocarbon-Datierungen.

Wie die Auswertung der Daten zum Migrations-Verhalten indigener, rezenter Polynesier ergab, waren Kanu-Reisen über kurze Distanzen gegenüber langen Distanzen stark bevorzugt, wobei der Zusammenhang zwischen Migrations-Wahrscheinlichkeit und Migrations-Distanz gut durch eine Beta-Verteilung  $\beta(\beta_1, \beta_2)$  beschrieben werden kann. Um diese Beobachtung im gleichungsbasierten Modell mit einzubeziehen, wurden die Emigranten jeder Generation auf die benachbarten Deme proportional zur geodätischen Distanz (Berechnung nach Vincenty 1975) zwischen den Dem-Orten verteilt. Hierzu wurde zunächst eine Gewichtung vorgenommen: Wenn  $d_{ij}$  die durch Division mit der größten zurückgelegten Migrations-Distanz auf Werte im Intervall von  $[0; 1]$  normierte relative Migrations-Distanz zwischen den Demen  $i$  und  $j$  darstellt, so ergibt sich das Gewicht für diese Migration als  $w_{ij} = P_\beta(d \leq d_{ij})$ , also als die sich aus der Beta-Verteilung ergebende Wahrscheinlichkeit für eine Migration über eine Distanz von  $d_{ij}$  oder weniger. Wird dieses Gewicht für alle (insgesamt  $k$ ) zu  $i$  benachbarten Deme berechnet, so läßt sich letztlich der Anteil asiatischer bzw. papuanischer Stellvertreter, die aus dem Dem  $i$  in das Dem  $h$  einwandern als

$$\gamma_a^{(i \rightarrow h)} = \frac{w_{ih}}{\sum_{j=1}^k w_{ij}} \times \phi_a^{(i)}$$

bzw.

$$\gamma_p^{(i \rightarrow h)} = \frac{w_{ih}}{\sum_{j=1}^k w_{ij}} \times \phi_p^{(i)}$$

berechnen, wobei alle Immigranten aus dem Dem  $i$  in die benachbarten  $k$  Deme immer noch (im Mittel) dasselbe Marker-Spektrum aufweisen.

Wird weiterhin angenommen, daß die Emigration aus allen Demen zur selben Zeit erfolgt, so daß aus einer ursprünglichen Dem-Population Emigranten ausgewandert sind, bevor ankommende Immigranten einwandern können, so lassen sich die Genotyp-Anteile in jedem Dem nach dem Migrations-Schritt leicht aus den Anteilen in allen Demen vor der Migration berechnen. Sie ergibt sich für ein Dem  $i$  als der mit den ankommenden bzw. nicht-emigrierten Anteilen ( $\gamma_a^{(j \rightarrow i)}$  und  $\kappa_a^{(i)}$  bzw.  $\gamma_p^{(j \rightarrow i)}$  und  $\kappa_p^{(i)}$ ) gewichteten Genotypen-Häufigkeiten vor der Migration. Auf diese Weise läßt sich sowohl die Veränderung der Genotypen-Zusammensetzung und somit auch die Änderung der Anteile asiatischer bzw. papuanischer Individuen innerhalb des Migrations-Schrittes nachverfolgen.

**PAARUNG** Wenn – wie bereits zuvor –  $\pi_a^{(i)} = \pi_a$  und  $\pi_p^{(i)} = \pi_p$  die Anteile asiatischer und papuanischer Individuen innerhalb eines

Dems  $i$ , diesmal jedoch nach dem Migrations-Schritt, sind, so ergeben sich die Anteile männlicher und weiblicher Individuen gemäß einer der zuvor genannten Modell-Forderungen als  $\frac{\pi_a}{2}$  bzw.  $\frac{\pi_p}{2}$ . Unter der Annahme vollständiger Panmixie ergäben sich entsprechend der Anteile asiatischer und papuanischer Individuen die nachfolgend aufgeführten Paarungs-Möglichkeiten in den dargestellten Häufigkeiten:

Paarung	asiatische ♂	papuanische ♂
asiatische ♀	$a = \pi_a^2$	$b = \pi_a \pi_p$
papuanische ♀	$c = \pi_p \pi_a$	$d = \pi_p^2$

Diese Panmixie-Prämisse kann jedoch nicht uneingeschränkt gelten, da im Rahmen des hier beschriebenen gleichungsbasierten Modells explizit *Sex-biased Admixture* modelliert werden soll. Dementsprechend meint Panmixie an dieser Stelle lediglich eine vollständige Integration und Durchmischung ankommender Migranten in eine Gruppe nicht weiter strukturierter Individuen. *Sex-biased Admixture* wird nun durch eine Veränderung der Paarungs-Häufigkeiten simuliert, welche entweder eine erhöhte Paarung asiatischer Frauen mit papuanischen Männern oder papuanischer Frauen mit asiatischen Männern zur Folge hat. Hierzu wird das Paarungs-Ungleichgewicht  $M$  verwendet, welches potentiell Werte im Intervall von  $-1$  bis  $+1$  annehmen kann ( $M \in [-1; 1]$ ). Im Rahmen der Implementierung des gleichungsbasierten Modells wurde die Quantität des Parameters  $M$  zur Veränderung der Häufigkeiten inter-ethnischer Paarungen verwendet, wobei das Vorzeichen lediglich determiniert, ob die Paarungen asiatischer Frauen mit papuanischen Männern oder papuanischer Frauen mit asiatischen Männern bevorzugt werden soll. Dementsprechend wurde die Häufigkeit der einen Paarungs-Kombination um entsprechende Anteile der anderen Paarungs-Häufigkeit erhöht:

$$\begin{aligned}
 b' &= b + Mc & \text{wenn } M > 0 \\
 c' &= c + Mb & \text{wenn } M < 0 \\
 b' &= b, c' = c & \text{sonst}
 \end{aligned}$$

Aufgrund der Erhöhung einer der inter-ethnischen Kombinations-Häufigkeiten resultiert gleichzeitig eine entsprechende Verschiebung der verbliebenen drei Paarungs-Kombinationen, da entweder mehr asiatische Frauen und papuanische Männer oder mehr papuanische Frauen und asiatische Männer bereits in einer Beziehung gebunden sind und diese für die anderen Paarungen nicht mehr zur Verfügung stehen (Annahme von Monogamie). Dementsprechend wurden die sich aus den anderen Kombinationen ergebenden Verpaarungs-Häufigkeiten ebenso angepaßt, so daß ihre Summe insgesamt wieder 1 ergibt.

Unter Kenntnis der Paarungs-Häufigkeiten und der Verteilungen der Marker in den (mittels autosomalem Marker-Zustand) als asiatisch oder papuanisch klassifizierten Dem-Bewohnern, konnten die

Genotypen der Nachkommen wie folgt gebildet werden: 50 % der Nachkommen waren weiblich und erhielten die maternalen mtDNA-Ausprägungen. Die männlichen Nachkommen erhielten den Y-chromosomal Marker ihres Vaters. Die Zuweisung des autosomalen Gameten-Genotyps erfolgt zufällig (also unabhängig vom geschlechtsspezifischen Marker-Zustand), so daß 50 % der Nachkommen den väterlichen und die verbliebenen 50 % den mütterlichen autosomalen Gameten-Zustand erhielten.

Das tatsächlich in der Filial-Generation in Erscheinung tretende Marker-Häufigkeits-Spektrum wurde jedoch zusätzlich durch die Fekunditäten der asiatischen bzw. papuanischen Frauen determiniert. Dieser Unterschied in der mittleren Nachkommenzahl der Frauen beider Ethnien wurde im gleichungsbasierten Modell durch den Parameter Fekunditäts-Differenz  $f_d$  berücksichtigt, welcher – wie der Name bereits andeutet – in identischer Weise wie das Verpaarungs-Ungleichgewicht  $M$  entweder die Nachkommen asiatischer Frauen gegenüber papuanischen Frauen oder umgekehrt erhöht. Negative Werte des potentiell mit Werten im Intervall von  $-1$  bis  $+1$ ,  $f_d \in [-1; 1]$ , vorliegenden Parameters indizierten dabei eine Erhöhung der asiatischen Nachkommenzahl, positive Werte hingegen eine Erhöhung der papuanischen Nachkommenzahl. Die Extrema ( $-1$  und  $+1$ ) implizieren dabei semantisch, daß entweder papuanische ( $-1$ ) oder asiatische Frauen ( $+1$ ) gar keine Nachkommen produzieren und die nächste Generation ausschließlich durch asiatische oder papuanische Frauen geboren wird.

#### 2.2.3.6 *Slow Boat- und Express Train-Modelle*

Das gleichungsbasierte Modell, so wie es im vorangegangenen Kapitel beschrieben wurde, entspricht der Vorstellung eines *Slow Boat*-Besiedlungs-Szenarios des Süd-Pazifiks, so wie es von Kayser et al. (2000) und Oppenheimer & Richards (2001) eingeführt und gedacht wurde: Individuen mit ursprünglich asiatischer Herkunft und asiatischen Genen waren die Vorfahren der Polynesier. Im Gegensatz zur Annahme der *Express Train*-Theorie besiedelten diese Proto-Polynesier jedoch nicht schnell und in ihrer ursprünglichen genetischen Reinform die noch unerschlossenen pazifischen Inseln. Im Gegenteil, die Einwanderer „diffundierten“ nur langsam durch die Populationen Neuguineas (im Rahmen des gleichungsbasierten Modells als papuanische Deme dargestellt) und kamen so bereits genetisch stark durchmischt in *Remote Oceania* an.

Neben dem *Slow Boat*-Modell wurden durch das Erlauben zusätzlicher Migrationen, die unabhängig von dem in Abb. 18 (S. 143) dargestellten Migrations-Netz auch Migrationen zwischen einigen wenigen nicht-benachbarten Demen zu bestimmten Generationen zulassen, gleichzeitig mehrere *Express Train*-Modelle implementiert. Häufig wird davon ausgegangen, daß die austronesische Expansion in Taiwan ih-

ren Ausgang nahm (z. B. Kayser et al. 2008a, Ko et al. 2014, Mirabal et al. 2013). Dieser Mehrheitsmeinung folgend wurde als Ausgangsort der wenigen zusätzlichen *Express Train*-Ereignisse (singuläre Migrationen über weite Strecken) ein taiwanesisches Dem an der Südspitze Taiwans angenommen, auch wenn manche Forscher eher Indizien für einen indonesischen oder philippinischen Ausgangsort der Austronesier vermuten (z. B. Hill et al. 2007, Hung et al. 2011, Richards et al. 1998). Insgesamt wurden dabei drei *Express Train*-Modelle implementiert: i) Im einfachsten Fall besiedelten in den Generationen 53 und 54 die aus Taiwan ankommenden Migranten zusammen mit den benachbarten indigenen Papuanern die noch freien Deme des Bismarck-Archipels (Admiralitäts-Inseln, Neubritannien und Neuirland) (Diamond 1988). ii) Entsprechend der Schlußfolgerungen von Skoglund et al. (2016), welche in der aDNA der frühen Siedler *Remote Oceanias* genetisch fast ausschließlich Asien- und kaum Neuguinea-stämmige Marker-Varianten identifizierten, wurde ein zweites *Express Train*-Modell implementiert. Dieses nimmt (neben der im vorherigen Modell erwägten Besiedlung des Bismarck-Archipels) zusätzlich die Kolonisierung der bis dahin unbesiedelten Deme der Salomonen (Reef- und Santa Cruz-Inseln), Vanuatus, Neukaledoniens, Fidschis, Samoas und Tongas durch Einwanderer der ersten *Express Train*-Immigration an, die sich jedoch noch nicht mit Papuanern durchmischt hatten. iii) Zuletzt wurde in einem dritten Szenario davon ausgegangen, daß es auch eine zusätzliche frühe *Express Train*-Migration in Generation 1 von Taiwan nach West-Neuguinea gab (vgl. Gray et al. 2009). Diese wurde zusätzlich zur Dynamik des Modells ii) simuliert.

Durch den Einbezug der beiden konkurrierenden Theorien zur Besiedlung des Süd-Pazifiks (*Express Train*- und *Slow Boat*-Theorie) in das gleichungsbasierte Modell kann gleichzeitig indirekt ihre Plausibilität getestet werden. Sofern eines oder mehrere der im vorangegangenen Absatz beschriebenen Implementierungen im Stande ist, die rezente Verteilung der *Asian Ancestries* unter beliebigen Parameter-Ausprägungen widerzugeben, so könnte das Modell, welches die Varianz der *Asian Ancestry* am besten erklärt (den höchsten Determinationskoeffizienten aufweist), das der Realität wahrscheinlich am nächsten Kommende sein.

#### 2.2.3.7 Parameter-Optimierung

Für jedes der im vorangegangenen Kapitel beschriebenen und in der Programmiersprache *R* implementierten vier Modelle (ein *Slow Boat*- und drei *Express Train*-Modelle) wurden schließlich die Realisierungen der Parameter (asiatische Migrationsrate  $m_a$ , papuanische Migrationsrate  $m_p$ , Fekunditäts-Differenz  $f_d$  und Verpaarungs-Ungleichgewicht  $M$ ) gesucht, welche die Summe der quadrierten Residuen (Summe der quadrierten Differenzen empirisch beobachteter und im Modell geschätzter *Asian Ancestries*) minimieren. Um den Parameter-Raum



dabei zunächst etwas einzugrenzen, wurde eine grobmaschige Raster-Suche mit den Kombinationen der Parameter  $m_a$ ,  $m_p$  und  $M$  für jeweils 41 Realisierungen (mit den äquidistanten Abständen in Intervallen plausibler Parameter-Werte,  $m_a \in [0,000;1,000]$ ,  $m_p \in [0,000;1,000]$  und  $M \in [-0,500;0,500]$ ) durchgeführt. Da unterschiedliche Fekunditäten ohnehin lediglich nur zu einer linearen Verschiebung der Modellierungs-Ergebnisse führen sollten, wurde aus Zeitgründen auf den Einbezug verschiedener Fekunditäts-Parameter verzichtet und die Ergebnisse aller Raster-Kombinationen der anderen drei Parameter für  $f_d = 0,000$  (identische Nachkommenszahlen von asiatischen und papuanischen Frauen) geschätzt.

Ausgehend von der jeweils besten Parameter-Kombination der Raster-Suche wurden dann die Werte weiter optimiert. Hierbei kam ein Optimierungs-Verfahren zum Einsatz, welches durch den *Simulated Annealing*-Algorithmus (Kirkpatrick et al. 1983, Pincus 1970) motiviert wurde. Ausgehend von den initialen Parameter-Schätzern wurden dabei zunächst für jeden der vier Parameter Intervalle durch Subtraktion bzw. Addition von 0,300 generiert, wobei die Intervallgrenzen stets durch die Werte-Bereiche (erlaubte Werte) der Parameter begrenzt wurden. Durch Ziehen von Werten aus einer Gleichverteilung innerhalb dieser gebildeten Intervalle, wurden schließlich 100 Parameter-Kombinationen zufällig gebildet. Dann wurde durch Iteration der getesteten Modelle für die gegebenen Parameter-Kombinationen die Summe der quadrierten Residuen berechnet und festgehalten. Die Parameter, welche die kleinste dieser Statistiken hervorbrachten, wurden im nächsten Schritt als Ausgangspunkt für 100 weitere zufällig gebildete Kombinationen verwendet. Nach jedem Durchlauf wurde dabei das Intervall, aus welchem die neuen Zufalls-Parameter-Paare gezogen wurden, also um die Parameter des besten der vorherigen Durchläufe zentriert und etwas verkleinert – in insgesamt 15 Schritten von anfangs  $\pm 0,300$  auf final  $\pm 0,005$ . Auf diese Weise wurde sichergestellt, daß ein einmal erreichtes lokales Optimum wieder verlassen werden und auf diese Weise das globale Optimum erreicht werden konnte. Dieses Prozedere wurde für jedes der vier (*Slow Boat*- und *Express Train*-)Modelle insgesamt 100 mal wiederholt, wobei die Einzelläufe auf zehn Kernen parallelisiert wurden. Bei einer Laufzeit von etwa einer Minute wurden so in insgesamt etwas mehr als 10 Tagen alle Läufe für ein Modell beendet.

Mit Hilfe einer approximativen Bayes-Schätzung (*Approximate Bayesian Computation*, ABC; Beaumont et al. 2002, Bertorelle et al. 2010, Csilléry et al. 2010, Rubin 1984, Vallée et al. 2016) wurden final die Parameter-Werte bestimmt, welche das bestmögliche Ergebnis für ein Modell erzeugen. Dabei wurden zunächst die 1000 Parameter-Kombinationen gewählt, welche über alle vorherigen (150000) Durchläufe hinweg die kleinsten Summen quadrierter Residuen bildeten (*Rejection*). Durch das Ziehen dieser Parameter aus den im Rahmen

des Optimierungs-Verfahrens iterativ angepaßten *a priori*-Parameter-Verteilungen, lassen sich durch Auswahl der Parameter aus den gewählten 1000 besten Modell-Läufen gleichzeitig die gewünschten posterioren Verteilungen der Modell-Parameter approximieren. Diese wurden dann verwendet, um die optimalen Parameter, welche die kleinste Summe an Fehlerquadraten hervorrufen, als arithmetische Mittelwerte zu schätzen.

#### 2.2.3.8 Statistische Auswertung

Die mit Hilfe des ABC-*Rejection*-Ansatzes geschätzte *a posteriori*-Verteilung der Parameter der verschiedenen (*Slow Boat*- und *Express Train*-) Modelle wurde – neben der Schätzung der optimalen Modell-Parameter selbst – auch zur statistischen Inferenz von 95 %-Konfidenz-Intervallen verwendet. Mit ihrer Hilfe lassen sich Aussagen über mögliche Unterschiede zwischen zwei Parameter-Werten oder über eine signifikante Abweichung der asiatischen von der papuanischen Migrationsrate,  $m_a$  und  $m_p$ , voneinander oder der Fekunditäts-Differenz  $f_d$  und des Verpaarungs-Ungleichgewichts  $M$  von 0 treffen.

Um zu eruieren, wie gut die Bestimmung der besten Parameter mit Hilfe des Optimierungs- und ABC-Ansatzes funktioniert, wurden im Rahmen einer Kreuzvalidierung für jedes der vier betrachteten Modelle zufällig fünf Parameter-Sätze (durch Ziehen aus Gleichverteilungen) bestimmt. Diese wurden dann für die jeweiligen Modelle verwendet und die in den Modellen geschätzten rezenten *Asian Ancestries* als wahr angenommen. (Da bereits relativ kleine Werte für das Verpaarungs-Ungleichgewicht dazu führen können, daß entweder kaum asiatische oder papuanische Marker-Komponenten mehr in Generation 200 vorfindbar sind, wurde dieser Parameter nicht aus dem vollständigen Intervall der Definitionsmenge, sondern aus dem Intervall  $[-0, 250; 0, 250]$  gezogen. Darüber hinaus wurden nur solche Tupel von Parameter-Paaren einbezogen, die zu einer visuell erkennbaren Ungleichverteilung von *Asian Ancestries* führten, so wie dies empirisch für die heutige Verteilung asiatischer Marker-Varianten innerhalb des Untersuchungsgebiets beobachtbar ist. Werte-Kombinationen, die lediglich die Generierung einer homogen asiatischen oder papuanischen Landschaft bewirkten, wurden hingegen ausgeschlossen.) Dann wurde mit Hilfe der im vorangegangenen Kapitel beschriebenen Prozedur die Parameter-Kombination gesucht, welche die Ergebnisse der Modell-Runs unter den zufälligen Parametern bestmöglich wiedergaben. Anstatt der für die empirischen Daten durchgeführten  $100 \times 100 \times 15 = 150000$  Optimierungs-Läufe wurden aus Zeitgründen jedoch lediglich  $10 \times 100 \times 15 = 15000$  Optimierungs-Schritte mit zufälligen Start-Parametern durchgeführt. Dies wird dadurch begründet, daß sich bei der Auswertung der empirischen Daten zeigte, daß bereits wenige Durchläufe genügen, um eine Konvergenz der Summe der Fehlerquadrate zu erreichen. Sofern das gewählte Verfahren im

Stande ist, die wahren Parameter annähernd gut zu schätzen, so sollten die wahren und die geschätzten Modell-Parameter eine Gerade mit einer Steigung von 1,000 bilden. Ob dies der Fall war, wurde im Rahmen eines Bootstrap-Tests überprüft, wobei die Steigungen der neu generierten Datensätze als Test-Statistik verwendet wurden.

Neben der Kreuzvalidierung kann auch eine Analyse der Residuen Aufschluß über die Güte der Schätzer und damit der evaluierten Modelle selbst geben. Im Fall der *Least Squares*-Optimierung, wie sie im Rahmen der Parameter-Schätzung der gleichungsbasierten Modelle angewandt wurde, würde man beispielsweise erwarten, daß die Erwartungswerte der Residuen nicht signifikant verschieden von Null sind. Eine signifikante Abweichung der residualen zentralen Tendenz von 0 deutet nämlich darauf hin, daß ein Großteil der Daten-Punkte systematisch über- oder unterschätzt wurde. Aus diesem Grund wurde für die Residuen der Modellierungen mit den als optimal identifizierten Parametern der vier (*Slow Boat*- und *Express Train*-)Modelle im Rahmen von Wilcoxon-Rangsummen-Tests die Hypothese getestet, daß die Mediane der Residuen nicht von Null (0,000) abweichen.

Zuletzt wurden für die besten Durchläufe der zuvor genannten vier gleichungsbasierten Modelle die Determinationskoeffizienten berechnet. Sie geben als deskriptive Statistik an, welcher Anteil an der geographischen Verteilung der *Asian Ancestries* im Vergleich zu den empirisch erhobenen Daten durch die Modell-Schätzungen erklärt wird. Um inferenzstatistisch zu überprüfen, ob jeweils zwei der vier Modelle einen größeren oder kleineren Anteil an der beobachteten, realen Gesamt-Varianz des Untersuchungsgebiets erklären, wurden mit Hilfe nicht-parametrischer Ansari-Bradley-Tests die Varianzen der Residuen (welche ihrerseits mit dem Determinationskoeffizienten korreliert sind) dieser Modelle miteinander verglichen. Aufgrund der multiplen Testungen wurde das Signifikanz-Niveau von ursprünglich  $\alpha = 0,050$  entsprechend der Bonferroni-Korrektur auf  $\alpha = \frac{0,050}{\frac{16-4}{2}} = 8,333 \times 10^{-3}$  verringert.



## ERGEBNISSE

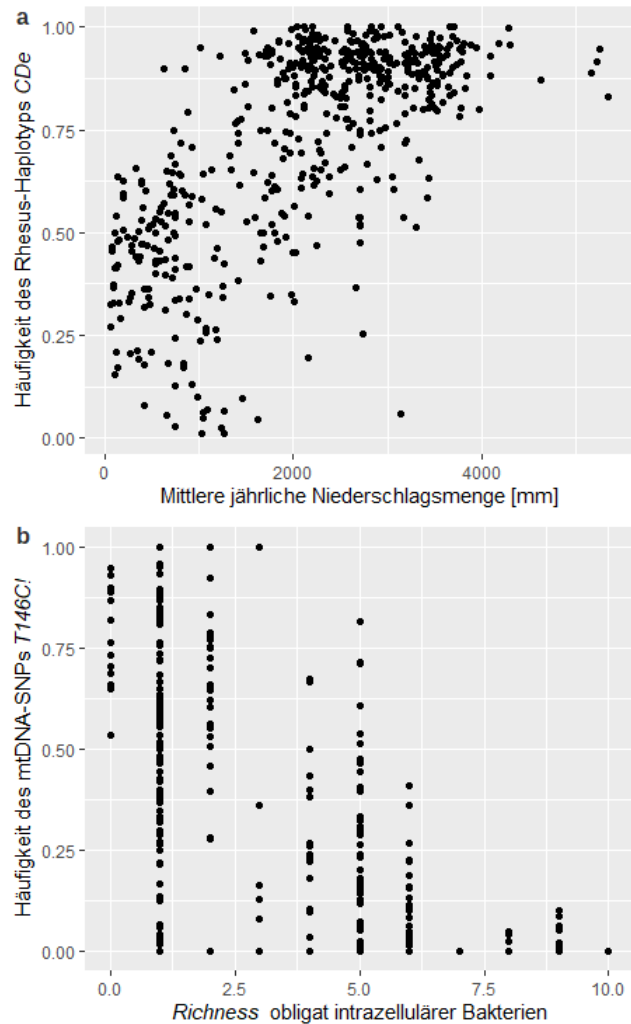
---

### 3.1 UNTERSUCHUNG SELEKTIONSBEDINGTER DIVERGENZEN

#### 3.1.1 Betrachtete Selektions-Faktoren

Die Ausprägung *Pathogen Richnesses* sowie der Jahresmittel-Temperatur und des Jahresmittel-Niederschlags (potentielle Selektions-Faktoren) sind für die untersuchten Entitäten in den Tabellen #01 – #05 des elektronischen Anhangs wiedergegeben. Die höchsten Werte der anhand obligater intrazellulärer sowie fakultativ intrazellulärer Bakterien und intrazellulärer Protozoen berechneten Werte der *Pathogen Richness* finden sich – global gesehen – tendenziell in den Ländern in Äquator-Nähe. Die *Pathogen Richness* nimmt zudem im Allgemeinen zu den gemäßigt temperierten Klimazonen hin ab. Bereits dieses Verhalten deutet darauf hin, daß eine Korrelation zwischen der Pathogen-Diversität und der Temperatur einer Lokalität (sowie gegebenenfalls seiner mittleren jährlichen Niederschlagsmenge) besteht, und daß eine Multikollinearität der zur Identifikation eines möglichen Selektions-Einflusses auf die betrachteten Marker-Systeme verwendeten Prädiktoren besteht. Eine Ausnahme vom generellen Trend höherer Pathogen-Diversitäten in Äquator-Nähe stellen die Länder und Inseln des Untersuchungsgebiets dar. Hier finden sich aufgrund des ozeanischen Einflusses sowohl gemäßigte Temperaturen als auch geringere *Pathogen Richnesses* als auf dem es umgebenden asiatischen und amerikanischen Festland.

Im Rahmen der Regressions-Analyse zur Vorhersage von Marker-Häufigkeiten weltweit verteilter Populationen mit Hilfe der Ausprägungen der potentiellen Selektions-Faktoren am Herkunfts-Ort beprobter Entitäten, konnten für 88 der 219 autosomalen, 334 der 1305 mitochondrialen, 118 der 289 NRY-Marker sowie für 487 von 1000 morphometrischen Dimensionen signifikante additive Modelle gefunden werden. Mit Hilfe dieser Zusammenhänge wurden entsprechend des zuvor beschriebenen Vorgehens (vgl. S. 131) selektionsbereinigte Marker-Häufigkeiten geschätzt. Die dabei verwendeten Steigungen, Achsenabschnitte sowie die erhaltene Determinations-Koeffizienten der besten identifizierten Modelle für jeden Marker sind in dieser Arbeit beigefügten elektronischen Anhang hinterlegt (#06 – #10). Abb. 19 zeigt exemplarisch zwei lineare Zusammenhänge zwischen der mittleren Niederschlagsmenge bzw. der *Pathogen Richness* obligat intrazellulärer Bakterien als potentielle Selektions-Faktoren (und nicht der aus ihnen für die eigentliche Bereinigung des Selektions-Effekts



**Abb. 19: Zusammenhänge zwischen Marker-Häufigkeiten und potentiellen Selektions-Faktoren (beispielhafte Auswahl)**

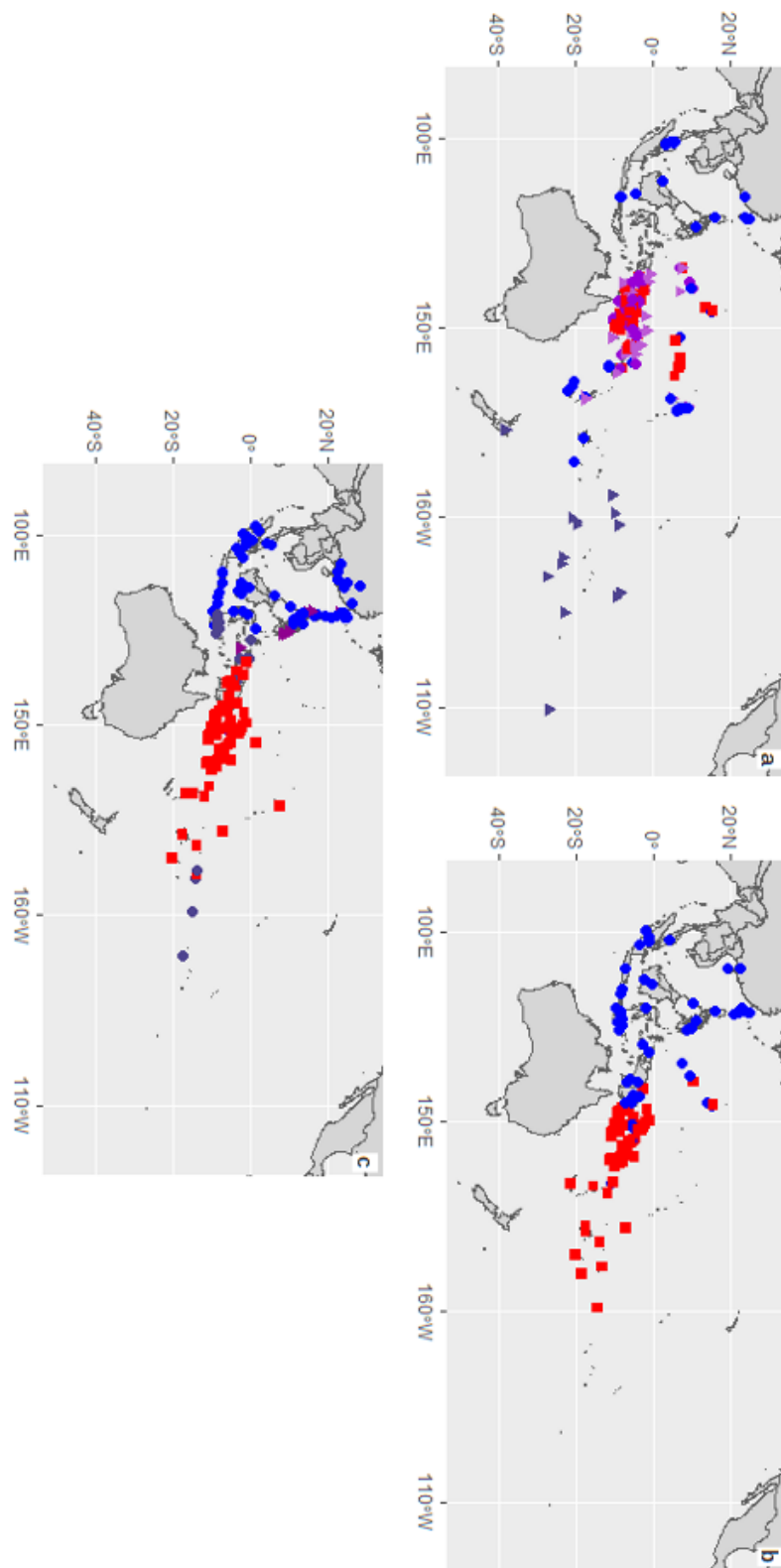
Dargestellt sind Beispiele für signifikante lineare Beziehungen zwischen Marker-Häufigkeiten und potentiellen Selektions-Faktoren. **a:** Positiver linearer Zusammenhang zwischen der jährlichen Niederschlagsmenge [mm] und der Häufigkeit des Rhesus-Haplotyps *CDe*. **b:** Der Anteil an Individuen mit dem mitochondrialen SNP *T146C!*, einer Rückmutation und unter anderem kennzeichnend für das innerhalb Polynesiens fast fixierte Polynesische Motiv, die Haplogruppe *B4a1a1* bzw. *B4a1a1a*, nimmt mit zunehmender *Richness* obligat intrazellulärer, pathogener Bakterien ab.

berechneten Hauptkomponenten-Werte) und den Häufigkeiten des Rhesus-Haplotyps *CDe* bzw. des mitochondrialen SNPs *T146C*! (u. a. charakteristisch für die parentale Haplogruppe B4a1a des Polynesischen Motivs, der mtDNA-Haplogruppe B4a1a1).

### 3.1.2 *Populations-Struktur*

Auf Grundlage der selektionsbereinigten klassischen genetischen, mitochondrialen und Y-chromosomal Daten wurde – wie bereits in Teil I der vorliegenden Arbeit für die originalen Daten – zunächst die Anzahl sinnvoller Cluster mit Hilfe des Silhouetten-Verfahrens auf agglomerativen *Complete Linkage*-Bäumen bestimmt. Hierbei ergaben sich für die klassischen autosomalen Marker eine optimale Anzahl von 5 Clustern (mittlere Silhouetten-Breite 0,531), für die mitochondrialen Daten 2 Cluster (mit einer mittleren Silhouetten-Breite von 0,278) sowie für die selektionsbereinigten NRY-Daten eine optimale Clusterzahl von 4 (mittlere Silhouetten-Breite von 0,327). Um auch hier eine schärfere geographische Abgrenzung der identifizierten Cluster gegeneinander zu erreichen, erfolgte auch für diese Daten ein erneutes Clustern mit geographischen *Constraints* (vgl. „Populations-Strukturen und Stratifizierung“, S. 61; Chavent et al. 2018). Die unter Anwendung der Misch-Parameter 0,850, 0,100 und 0,250 für die drei Datensätze erhaltenen Cluster-Zugehörigkeiten sowie ihre geographische Verteilung ist in Abb. 20 dargestellt.

Für die autosomalen Daten ergaben sich fünf verschiedene Cluster, die jedoch (trotz Durchführung mit geographischen *Constraints*) teilweise nicht klar gegeneinander abgrenzbar sind (Abb. 20a). Ein Cluster grenzt dabei die polynesischen Entitäten gegenüber den untersuchten Populationen der anderen pazifischen Kulturareale ab (dunkelblaue Dreiecke). Die untersuchten Entitäten Neuguineas wurden zu einem von drei unterschiedlichen Gruppen zugeteilt, wobei das durch rote Quadrate repräsentierte Cluster die zentralen Bereiche Neuguineas dominiert und an den neuguineanischen Küsten die Vertreter der anderen beiden Gruppen (dargestellt als lila Kreise und Dreiecke) dominieren. Die innerhalb Neuguineas omnipräsenten und zuvor genannten Cluster finden sich auch innerhalb der zentralen und westlichen Inseln Mikronesiens wieder. Die ostmikronesischen Inseln und Archipele bilden hingegen mit den Inseln Südost-Asiens, dem asiatischen Festland sowie mit den melanesischen Inseln (Vanuatu, Fidschi, Neukaledonien) ein eigenes Cluster, dessen Zugehörigkeit durch blaue Kreise in Abb. 20a dargestellt wurde. Im Rahmen der auf den originalen Daten basierenden Clusterung (siehe Abb. 11a, S. 74) wurden lediglich zwei bedeutsame Cluster identifiziert, welche sich über Polynesien sowie die Inseln Südost-Asiens einerseits und über Melanesien und Neuguinea andererseits erstrecken. Bis auf die melanesischen Inseln, welche nach der Selektions-Bereinigung zu den Inseln Südost-



**Abb. 20: Identifizierte genetische Cluster nach Selektions-Bereinigung**

Dargestellt sind die mit Hilfe des *Complete Linkage*-Verfahrens identifizierten Cluster, nämlich für die selektionsbereinigten klassischen autosomalen Marker (a), für die mitochondrialen SNPs und Indels (b) sowie für die Y-chromosomalen Daten (c).

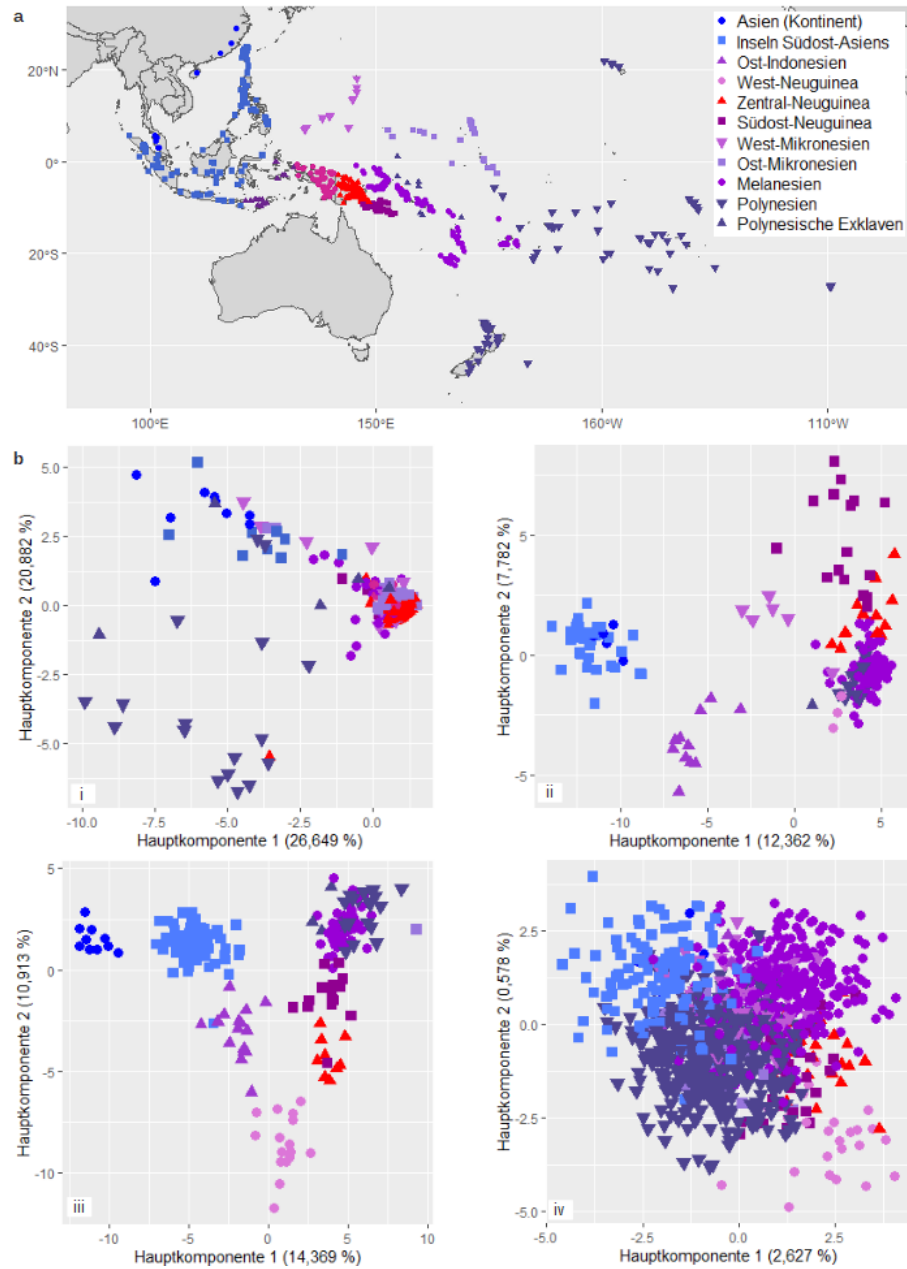


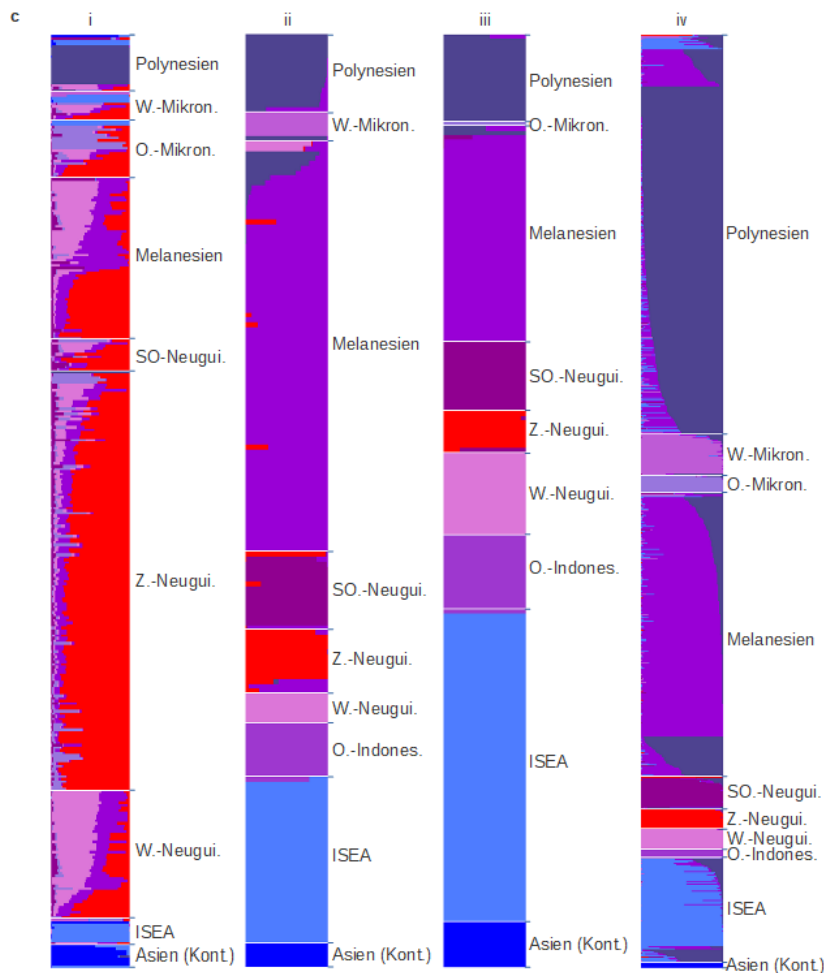
Asiens geclustert wurden, entsprechen die in Abb. 20a in Rot- bzw. Lilatönen dargestellten Populationen dem neuguineanischen Cluster aus Abb. 11a.

Die beiden anhand der selektionsbereinigten mitochondrialen Daten identifizierten Cluster (Abb. 20b) erstrecken sich einerseits vom asiatischen Festland über die Inseln Südost-Asiens bis nach West-Mikronesien (Marinen) sowie den westlichen Teil Neuguineas (blaue Punkte), und andererseits über Zentral- und Ost-Neuguinea, Ost-Mikronesien, die melanesischen Inseln und Polynesien (rote Quadrate). Damit ist die geographische Ausbreitung der identifizierten Cluster nahezu identisch mit der anhand der originalen, d. h. nicht selektionsbereinigten, Daten erhaltenen Einteilung (Abb. 11b, S. 74). Lediglich die Grenze zwischen beiden Clustern scheint innerhalb Neuguineas marginal Richtung Osten verschoben zu sein.

Für die selektionsbereinigten Daten der nicht-rekombinanten Region des Y-Chromosoms wurden – wie auch für die originalen Daten – insgesamt vier verschiedene Cluster identifiziert. Diese sind in Abb. 20c als blaue Kreise (größter Teil der Inseln Südost-Asiens), dunkellilafarbene Kreise (kleine Sunda-Inseln in Indonesien und polynesischen Inseln), lila Dreiecke (südliche Philippinen und westlichster Teil Neuguineas) und rote Quadrate (Neuguinea, Melanesien, Ost-Mikronesien) dargestellt. Die Verteilung der blau und rot dargestellten Cluster ist dabei identisch zu den in denselben Farben codierten und anhand der originalen Y-chromosomal Daten identifizierten Gruppen (vgl. Abb. 11c, S. 74). Konträr ist jedoch hingegen die geographische Verteilung der in dunklem Lila dargestellten Populationen: Ihre Verteilung beschränkte sich bei den originalen Daten lediglich auf das Gebiet der kleinen Sunda-Inseln (insbesondere Nusa Tenggara und Ost-Timor), zeigt sich anhand der selektionsbereinigten Daten jedoch auch innerhalb Polynesiens. Dafür zeigt sich das vierte Cluster, welches zuvor Bewohner der polynesischen Inseln von den restlichen Clustern abgrenzte, nun auch im südlichen Teil der Philippinen und dem westlichen Randbezirk Neuguineas.

Trotz der unterschiedlichen Anzahl identifizierter Cluster (autosomale Daten) und ihrer unterschiedlichen geographischen Verteilung (NRY-Daten), lassen sich auch die selektionsbereinigten Daten bis auf geringe Abweichungen in dieselben (in sich über die Cluster aller genetischen Datensätze weitestgehend homogenen) Gruppen einteilen. Aus diesem Grund wurde diese Gliederung des Untersuchungsgebiets in Kontinental-Asien, Inseln Südost-Asiens, Ost-Indonesien, West-Neuguinea, Zentral-Neuguinea, Südost-Neuguinea, West- und Ost-Mikronesien, Melanesien sowie Polynesien übernommen (vgl. Abb. 21a) und mit Hilfe von Randomisierungs-Tests überprüft, ob diese Einteilung der Daten über die Datensätze hinweg homogene Gruppen bildet (vgl. Tab. 6, S. 160). Dabei zeigte sich, daß insgesamt neun der dreizehn selektionsbereinigten Datensätze eine homoge-





**Abb. 21: Biologische Strukturierung des Untersuchungsgebiets**

**a:** Geographische Verteilung der durch hierarchische Cluster-Bildung (vgl. Abb. 20, S. 156) identifizierten Gruppen. Die Positionen der dabei dargestellten Gruppen-Symbole entsprechen den geographischen Referenzen der in der vorliegenden Arbeit untersuchten Populations-Stichproben und Individuen. **b:** Projektion der selektionsbereinigten genetischen und morphometrischen Daten auf die ersten beiden Hauptkomponenten der DAPC (Diskriminanzfunktionen). **c:** *Admixture*-Plots, welche die in der DAPC identifizierten posterioren Wahrscheinlichkeiten der Gruppen-Zugehörigkeiten für die untersuchten Entitäten darstellen. Die Farben der einzelnen Komponenten korrespondieren dabei mit dem Farb-Schema in der ersten Teil-Abbildung (a). i: autosomale Daten, ii: mitochondriale Haplogruppen-definierende SNPs, iii: Y-chromosomale SNP- und Indel-Daten, iv: kraniometrische Maße.

Tab. 6: Ergebnisse der Randomisierungs-Tests auf Gruppen-Unterschiede

Datensatz	p-Wert
Klassische genetische Marker	0,825
HLA-A	0,410
HLA-B	0,002 **
HLA-C	0,445
HLA-DPA1	< 0,001 ***
HLA-DPB1	0,213
HLA-DQA1	< 0,001 ***
HLA-DQB1	0,003 **
HLA-DRB1	< 0,001 ***
Mitochondriale SNPs	< 0,001 ***
Y-chromosomale SNPs	< 0,001 ***
Kraniometrische Daten	< 0,001 ***

Dargestellt sind die p-Werte des Randomisierungs-Tests, mit deren Hilfe auf signifikante Gruppen-Unterschiede und damit auf signifikante Homogenität der gebildeten geographisch-genetischen Gruppen getestet wurde. Zur erleichterten Erfassbarkeit der Ergebnisse wurden neben den p-Werten signifikante Ergebnisse als \*\* ( $0,010 > p \geq 0,001$ ) und \*\*\* ( $p < 0,001$ ) markiert.

nere Gruppierung darstellten als sie im Rahmen von jeweils 100000 zufälligen Gruppen-Zuordnungen (Randomisierungen) gefunden wurden. Lediglich die klassischen genetischen Daten sowie diejenigen für die HLA-Gene *A*, *C* und *DPB1* unterstützen die gewählte Gruppierung nicht, wobei bereits für die zuvor genannten HLA-Gene auch für die nicht-selektionsbereinigten Daten (vgl. Tab. 1, S. 78) dieselbe Gruppierung nicht unterstützt wurde. Da jedoch die Mehrheit aller Daten weiterhin die Gliederung in die oben genannten geographischen Großgruppen unterstützt, wurde diese auch im Rahmen der Analyse selektionsbereinigter Daten verwendet.

Im Hauptkomponenten-Plot (Abb. 21b) zeigt sich für die autosomalen Daten (i) eine klar erkennbare Separierung der polynesischen Populationen (nach unten gerichtete dunkelblaue Dreiecke) bzw. polynesischen Exklaven (nach oben gerichtete Dreiecke) eine klare Separierung von den anderen Regionen des Süd-Pazifiks. Lediglich ein Stellvertreter Zentral-Neuguineas (rote Dreiecke) clustert – separiert von den anderen neuguineanischen Populationen – mit den zuvor genannten polynesischen Entitäten. Die Repräsentanten der anderen, zuvor durch hierarchische Clusterung gebildeten Gruppen, lassen sich hingegen mit Hilfe der ersten beiden Hauptkomponenten, welche zusammen über 47 % der Gesamt-Varianz der Daten erklären, nicht klar voneinander abgrenzen. Sie liegen auf einer gedachten Geraden, an deren einem Ende (negativer Bereich der ersten Hauptkomponente)

die asiatischen Repräsentanten und Stellvertreter der Inseln Südost-Asiens liegen. Das andere Extremum dieser gedachten Linie bilden die (zentral-)neuguineanischen Populationen (Bereich positiver Werte der ersten Hauptkomponente). Während die melanesischen Entitäten näher an den Populationen Neuguineas liegen, finden sich die mikronesischen Populationen nahe den asiatisch beeinflussten Populationen situiert. Die Muster, die sich anhand der selektionsbereinigten Daten im Hauptkomponenten-Plot darstellen, sind damit sehr ähnlich zu denen, welche sich aus den originalen, nicht-selektionsbereinigten Daten ergeben (vgl. i in Abb. 12b, S. 76). Lediglich die Streuung um die gedachte Gerade stellt sich anhand der originalen Daten größer dar.

Für die selektionsbereinigten mitochondrialen Marker zeigt sich in der graphischen Auftragung der ersten beiden Hauptkomponenten gegeneinander (Abb. 21b ii) eine gute Separierbarkeit ostindonesischer, westmikronesischer und größtenteils der südostneuguineanischen Populationen voneinander. Ebenso wie für die autosomalen Marker zeigt sich für die mitochondrialen Daten eine enge Beziehung der kontinentalasiatischen Stellvertreter und der Bewohner der Inseln Südost-Asiens. Konträr zu den autosomalen Daten bilden die ersten beiden Hauptkomponenten der polynesischen Entitäten jedoch kein eigenständiges Cluster, sondern bilden zusammen mit den anderen neuguineanischen und den melanesischen Populationen eine eigene Punktwolke, die in ihrer Lage in Relation zur ersten Hauptkomponente am entgegengesetzten Ende zu den asiatischen Populationen liegt. Die selektionsbereinigten Daten stellen sich im Hauptkomponenten-Plot somit ganz ähnlich dar wie die nicht-selektionsbereinigten Daten (vgl. ii in Abb. 12b, S. 76). Im Gegensatz zu Letzterem, bei dem sich eine engere Beziehung der Bewohner Ost-Indonesien zu den Bewohnern der Inseln Südost-Asiens und des asiatischen Festlands zeigte, stehen nun die Ost-Indonesier zentraler zwischen dem asiatisch- und dem neuguineanisch-beeinflußten Cluster.

Die Gruppen-Zugehörigkeit der untersuchten Populationen läßt sich für die Y-chromosomalen Daten im Hauptkomponenten-Plot (iii in Abb. 21b) sehr gut durch die ersten beiden Hauptkomponenten, welche zusammen über 25 % der Gesamt-Variabilität des Untersuchungsgebiets erklären, separieren. Dabei scheinen diese Gruppen entlang der ersten Hauptkomponente ungefähr nach der geographischen Länge auf dem Erdball angeordnet zu sein. Dadurch bilden die kontinentalasiatischen Populationen die linke Begrenzung des Plots und die polynesischen bzw. ostmikronesischen Populationen die rechte Begrenzung des Hauptkomponenten-Plots. Wie auch schon bei den anderen Plots befinden sich die Stellvertreter der Inseln Südost-Asiens in direkter Nachbarschaft zu den Entitäten Kontinental-Asiens. Die Ost-Indonesien repräsentierenden lila Dreiecke verknüpfen im Streudiagramm somit auch die neuguineanischen Populationen (über

West-Neuguinea) mit den Bewohnern ISEAs. Den an West-Neuguinea anschließenden Stellvertretern Zentral- und Südost-Neuguineas folgen schließlich melanesische (lila Punkte) und polynesische (dunkelblaue Dreiecke) Entitäten. Letztere überlappen jedoch stark und können somit nicht ganz so leicht anhand der ersten beiden Hauptkomponenten voneinander separiert werden. Die graphische Gegenüberstellung der ersten beiden Hauptkomponenten der selektionsbereinigten Daten unterscheidet sich vom Hauptkomponenten-Plot der originalen, nicht bereinigten Daten im Wesentlichen darin, daß bei letzterem die Melanesier und Polynesier zwar ebenso zusammenclusterten, jedoch etwa gleich weit von den asiatisch-beeinflußten und den papuanischen Gruppen waren. Im Vergleich impliziert die Lage der Polynesier in direkter Nachbarschaft und weiterer Entfernung von den Bewohnern ISEAs und des kontinentalasiatischen Festlands im Hauptkomponenten-Plot der selektionsbereinigten Daten also auch eine größere phyletische Distanz zwischen Polynesiern und Asiaten als zwischen Polynesiern und Neuguineanern.

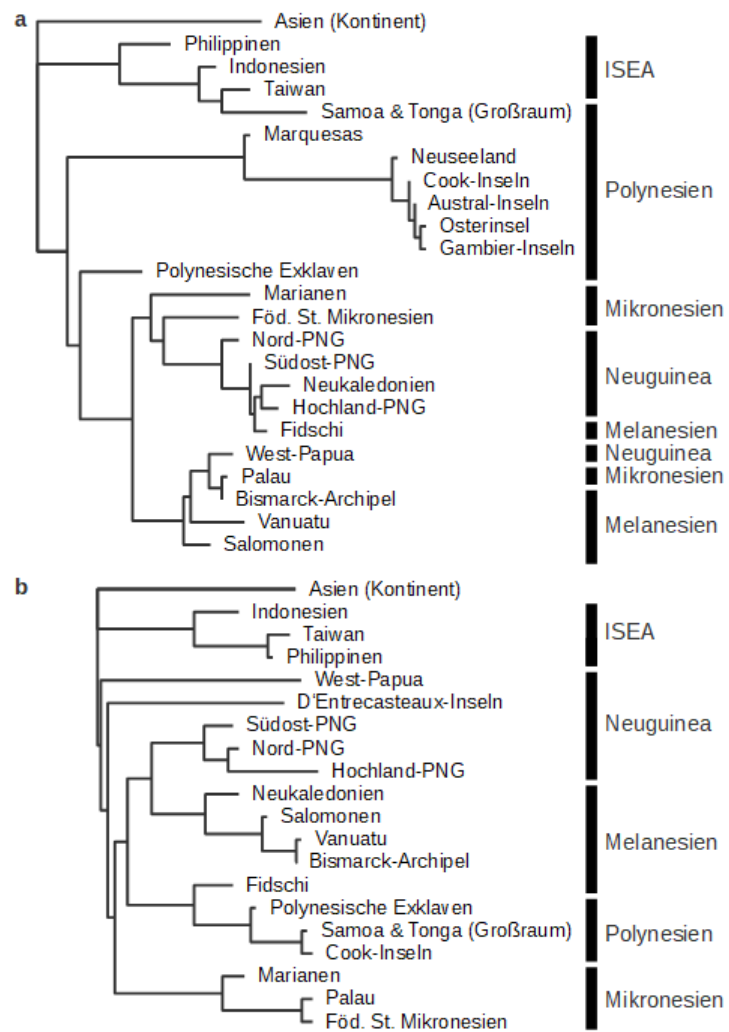
Ähnlich wie die selektionsbereinigten autosomalen und mitochondrialen Daten bilden auch die kranimetrischen Schädel-Dimensionen im Hauptkomponenten-Plot (iv in Abb. 21b) ein Muster aus, welches sich in ganz ähnlicher Weise auch für die originalen kranimetrischen Maße zeigt. Dabei bilden die Mitglieder der Gruppen mit den größten Stichprobengrößen (Melanesier, Polynesier und Bewohner der Inseln Südost-Asiens) drei eng nebeneinander liegende Cluster, die zentral überlappen. Die neuguineanischen Stellvertreter liegen dabei innerhalb der melanesischen Punktwolke, die Individuen Mikronesiens überwiegend innerhalb des polynesischen Clusters. Auch anhand der selektionsbereinigten morphometrischen Daten werden – wie auch schon in den entsprechenden Streudiagrammen der genetischen Datensätze – die Bewohner des südostasiatischen Festlands im Hauptkomponenten-Plot in direkter Nähe zu den Bewohnern der Inseln Südost-Asiens dargestellt. Trotz des nur sehr geringen Anteils der durch die ersten beiden Hauptkomponenten erklärten Varianz (3,205 %), lassen die selektionsbereinigten Ausprägungen der Schädel-Dimensionen identische Interpretationen wie die originalen kranimetrischen Daten zu.

Auch die mit Hilfe der selektionsbereinigten Daten und durch Diskriminanz-Analysen der Hauptkomponenten abgeleiteten *Admixture*-Plots (Abb. 21c) zeigen nur marginale Abweichungen zu den auf den originalen Datensätzen geschätzten *Admixture*-Komponenten (Abb. 12c, S. 77). Beispielsweise stellen sich die Repräsentanten der einzelnen Gruppen nun für die mitochondrialen und Y-chromosomalen Daten homogener dar als zuvor. Dafür wurden nun mehr polynesische Individuen als zuvor durch die selektionsbereinigten Schädel-Dimensionen als zu den Inseln Südost-Asiens zugehörig geschätzt. Generell zeigt sich für die autosomalen Daten eine engere Beziehung

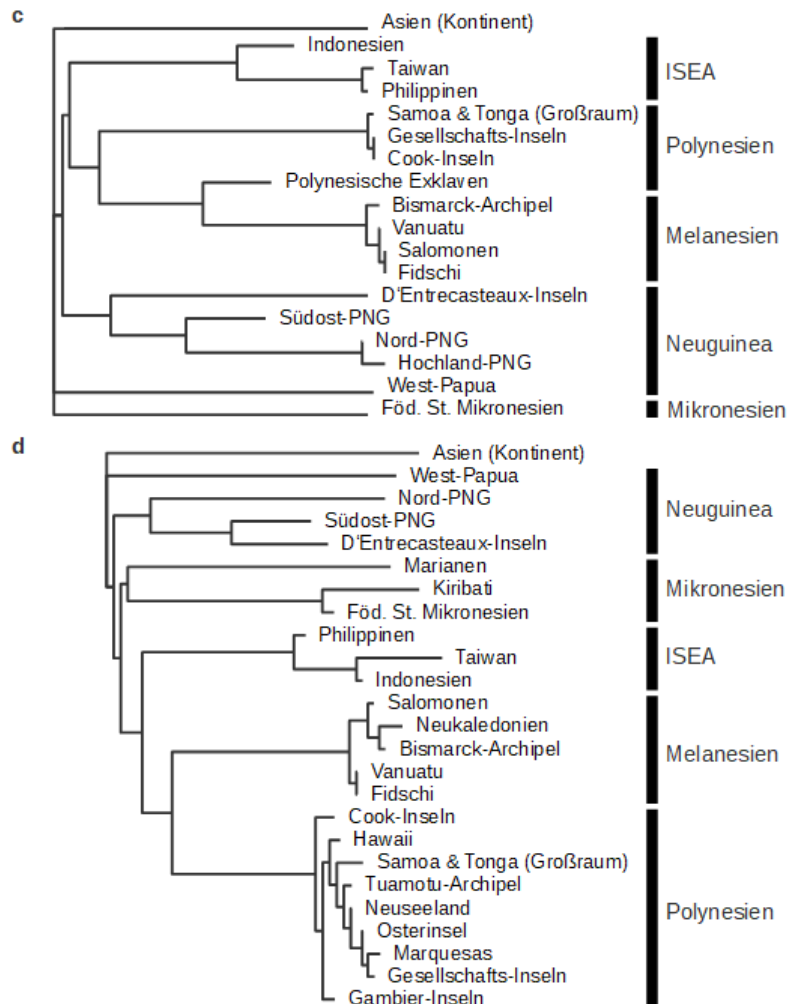
der Polynesier zu den Bewohnern ISEAs und Ost-Mikronesiens als zu denen der benachbarten melanesischen oder neuguineanischen Populationen. Andererseits steht auch eine enge Beziehung zwischen den asiatisch geprägten Populationen Kontinental-Asiens und der Inseln Südost-Asiens den – der Verteilung ihrer Komponenten nach, insbesondere der im *Admixture*-Plot (i in Abb. 21c) als rot dargestellten Komponente – recht homogenen Neuguineanern (Papuanern) und Melanesiern gegenüber. Aufgrund der recht homogenen Klassifizierung aller abgeleiteten geographischen Gruppen in den *Admixture*-Plots für mitochondriale und Y-chromosomale Daten (Abb. 21c, ii und iii), geben diese nur wenig Auskunft über genetische Ähnlichkeiten zwischen den Gruppen und damit über mögliche phylogenetische Beziehungen. Lediglich durch wenige Stichproben wird eine Beziehung zwischen den Bewohnern ISEAs und den Ost-Indonesiern sowie zwischen den Melanesiern und den Polynesiern (für die selektionsbereinigten Y-chromosomalen Marker) offengelegt. Die letztgenannte Beziehung findet mehr Unterstützung durch die mitochondrialen Daten. Eine größere Ähnlichkeit zwischen polynesischen und melanesischen Individuen wird zudem auch durch die kranio-metrischen Daten gestützt. Im Rahmen der durchgeführten Kreuzvalidierungen der Diskriminanz-Analysen auf den Hauptkomponenten der autosomalen, mitochondrialen, Y-chromosomalen und kranio-metrischen Merkmale wurden 0,540, 0,201, 0,113 bzw. 0,736 als kleinste mittlere Misklassifikations-Raten unter Verwendung der ersten 10, 56, 76 bzw. 298 Hauptkomponenten identifiziert.

Zur Generierung phylogenetischer *Neighbor-Joining*-Bäume wurde erneut auf die Einteilung der untersuchten Entitäten in geographische Untergruppen zurückgegriffen (vgl. „Populations-Strukturen und Stratifizierung“, S. 61). Um zu überprüfen, ob auch diese Einteilung durch die verwendeten Datensätze weitestgehend gestützt wird und ob sie zu einer Einteilung in relativ homogene Gruppen führt, wurden Randomisierungs-Tests durchgeführt, deren Ergebnisse in Tab. 7 dargestellt sind. Dabei ergab sich, daß mit Ausnahme der klassischen genetischen Marker die Einteilung in Kleingruppen für alle selektionsbereinigten Marker-Werte signifikant homogenere Cluster bilden als dies im Rahmen randomisierter Kleingruppen-Zuordnungen erwartbar wäre. Aus diesem Grund wurde die bereits auf den originalen Datensätzen angewandte Einteilung in Kleingruppen auch für die selektionsbereinigten Daten übernommen.

Wie der phylogenetische Graph der originalen autosomalen Daten (vgl. Abb. 14a, S. 88) zeigt, so indiziert auch der *Neighbor-Joining*-Baum der selektionsbereinigten autosomalen Marker-Häufigkeiten (Abb. 22a) eine ebenso stark ausgeprägte Beziehung zwischen den asiatisch-geprägten Populationen (Kontinental-Asien und Entitäten der ISEA) und den polynesischen Stichproben. Zwar clustern sieben der insgesamt acht polynesischen Entitäten in einem übergeordneten







**Abb. 22: Abgeleitete phylogenetische Bäume**

Die mit Hilfe der selektionsbereinigten klassischen, autosomalen Marker (a), mitochondrialen SNP-Häufigkeiten (b), Y-chromosomalen Haplogruppen-definierenden SNP/Indel-Häufigkeiten (c) und kranio-metrischen Dimensionen (d) geschätzten phylogenetischen Graphen wurden nach dem *Neighbor-Joining*-Verfahren konstruiert und bei den kontinental-asiatischen Vertretern gewurzelt. Die Terminalnodien (syn. operationale taxonomische Einheiten) wurden entsprechend ihrer Einordnung im Baum zu übergeordneten geographischen Gruppen zusammengefaßt.

Tab. 7: Ergebnisse der Randomisierungs-Tests für Kleingruppen

Datensatz	p-Wert
Klassische genetische Marker	0,189
HLA-A	< 0,001 ***
HLA-B	0,004 **
HLA-C	0,031 *
HLA-DPA1	< 0,001 ***
HLA-DPB1	< 0,001 ***
HLA-DQA1	< 0,001 ***
HLA-DQB1	0,002 **
HLA-DRB1	< 0,001 ***
Mitochondriale SNPs	< 0,001 ***
Y-chromosomale SNPs	< 0,001 ***
Kraniometrische Daten	< 0,001 ***

Dargestellt sind die p-Werte der Randomisierungs-Tests, mit deren Hilfe auf signifikante Gruppen-Unterschiede und damit auf signifikante Homogenität der gebildeten Kleingruppen getestet wurde. Zur erleichterten Erfassbarkeit der Ergebnisse wurden neben den p-Werten signifikante Ergebnisse mit \* ( $0,050 > p \geq 0,010$ ), \*\* ( $0,010 > p \geq 0,001$ ) und \*\*\* ( $p < 0,001$ ) markiert.

Cluster mit den Melanesiern, Papuanern und Mikronesiern, jedoch wird auch die westlichste der polynesischen Kleingruppen, der Großraum um Samoa und Tonga herum, abseits von den verbliebenen Polynesiern und direkt mit den Bewohnern ISEAs gruppiert.

Ein Vergleich der aus originalen und selektionsbereinigten mitochondrialen Daten (vgl. Abb. 14b vs. 22b) gewonnenen Bäume zeigt, daß beide weitestgehend in ihrer Topologie übereinstimmen. Lediglich innerhalb der (jeweils an der rechten Seite der Blätter notierten) größeren geographischen Gruppen bzw. Kulturareale finden sich geringe Unterschiede in der Anordnung und Organisation der betrachteten Populationen. Die Polynesier bilden dabei ein Schwester-Taxon zu den melanesischen Populationen, wobei beide zusammen mit den homogen gruppierten Mikronesiern und erst dann mit den Neuguineanern clustern. Die asiatischen Repräsentanten und Stellvertreter der Inseln Südost-Asiens bilden schließlich den basalen Teil des Baums.

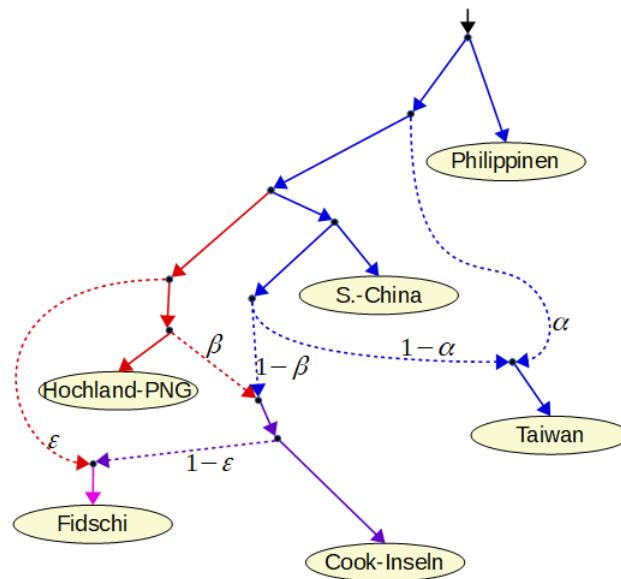
Die größte topologische Veränderung findet sich für die Y-chromosomalen Daten (Abb. 22c). Während die originalen Daten noch die Melanesier mit den Polynesiern (und beide mit den Papuanern) gruppierten, werden nun die Bewohner der polynesischen Inseln zusammen auf einem Ast mit den Bewohnern der Inseln Südost-Asiens und Melanesiens dargestellt. Diesen Entitäten stehen die betrachteten Gruppen Neuguineas als Schwester-Taxon gegenüber.

Der auf den selektionsbereinigten kranio-metrischen Dimensionen rekonstruierte Baum (Abb. 22d) spiegelt in seiner übergeordneten Topologie den phylogenetischen Graphen der originalen Schädel-Dimensionen (vgl. Abb. 14d) wider. Lediglich innerhalb der die Kulturreale des pazifischen Untersuchungsgebiets repräsentierenden Cluster gibt es leichte Abweichungen in der Stellung einzelner OTUs. Generell deuten beide Graphen auf eine starke kranio-metrische Ähnlichkeit zwischen polynesischen und melanesischen Individuen hin. Beide clustern gemeinsam mit den Repräsentanten der Inseln Südost-Asiens. Im Gegensatz zu den zuvor beschriebenen *Neighbor-Joining*-Bäumen finden sich die Mikronesier sowie Papuaner im Baum in Abb. 22d an einer recht basalen Stelle, was auf eine stärkere Ähnlichkeit der Individuen aus diesen Gebieten mit den Bewohnern des benachbarten asiatischen Festlands als auf enge Beziehungen zu Melanesiern oder Polynesiern hindeutet.

### 3.2 EINFLUSS MULTIPLER ADMIXTURE-EREIGNISSE

Unter den geprüften Topologien befanden sich lediglich 23, welche durch alle genetischen Datensätze gestützt wurden, d. h. für welche die theoretischen  $f_4$ -Statistiken (nach Anpassung an die empirisch erhobenen Daten) für alle Kombinationen der einbezogenen sechs Stellvertreter-Populationen innerhalb der geschätzten 95 %-Konfidenz-Intervalle vorlagen. Unter diesen Topologien zeigte der in Abb. 23 dargestellte *Admixture*-Baum mit 38,608 die kleinste Summe der Fehlerquadrate über alle drei Datensätze. Die theoretisch ermittelten besten  $f_4$ -Statistiken und ihre Lage relativ zu den empirisch geschätzten Konfidenz-Intervallen für diesen *Admixture*-Graphen sind in den Abbildungen 353a – c (S. 353 – 356) des Anhangs dargestellt. Sie zeigen, daß für die mitochondrialen und NRY-Daten die ermittelten theoretischen  $f_4$ -Statistiken, welche durch Anpassung des Baums an die empirisch ermittelten  $f_4$ -Werte gewonnen wurden, nahezu identisch zu den letztgenannten sind. Nicht ganz so perfekt stellen sich die autosomalen Daten dar, bei denen die geschätzten theoretischen Werte zwar stets innerhalb der 95 %-Konfidenz-Intervalle liegen, jedoch teilweise in mäßiger Entfernung von den empirischen ermittelten Statistiken entfernt.

Von der Wurzel des entsprechend – des Optimierungs-Kriteriums als optimal identifizierten – *Admixture*-Baums (in Abb. 23 als schwarzer Pfeil oben dargestellt) zweigen sehr basal die Repräsentanten der Philippinen ab. Erst danach folgend wurde – entsprechend der Topologie des gerichteten Graphen – das südliche China sowie die Kontinental-Asien-nahe Insel Taiwan bevölkert. Nach der *Admixture*-Topologie sind die rezenten Taiwanesen dabei durch eine Durchmischung früher Asiaten (gestrichelter Pfeil mit der Beschriftung  $\alpha$ ) sowie späterer, südchinesischer Einwanderer (gestrichelter Pfeil mit



**Abb. 23: Optimaler durch die genetischen Datensätze gestützter *Admixture*-Baum**

Die dargestellte Topologie gibt die gemeinsam durch die autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Daten am besten gestützte Theorie zur Besiedlung des Süd-Pazifiks wieder. Der Graph ist dabei gerichtet, d. h. gewurzelt. Die griechischen Buchstaben repräsentieren die geschätzten *Admixture*-Raten der durch gestrichelte Linien dargestellten Genfluß-Ereignisse bzw. Populations-Fusionen, welche für die unterschiedlichen Datensätze verschieden sind (vgl. Haupt-Text). Die Farben der Äste repräsentieren die in der Diskussion des zweiten Teils der vorliegenden Arbeit wiedergegebene wahrscheinlichste Interpretation zur unterschiedlichen ethnischen Zugehörigkeiten der betrachteten OTUs, welche durch verschiedene ethnische Genesen und Migrationen bzw. großflächige Genflüsse erklärt werden können (blau: asiatisch-beeinflußte Populationen, rot: papuanische Populationen, Lilatöne: unterschiedliche *Admixture*-Proportionen aus Asiaten und Papuanern).

der Beschriftung  $1 - \alpha$ ) entstanden. Darüber hinaus sind aus einer Abspaltung der frühen Siedler *Near Ocenias* die Papuaner hervorgegangen, welche im *Admixture*-Baum durch die Bewohner des Hochlands Papua-Neuguineas repräsentiert sind. Aus einer Durchmischung der papuanischen und früheren taiwanesischen Populationen (Kanten mit den Beschriftungen  $\beta$  und  $1 - \beta$ ) entstanden schließlich die Kolonisten *Remote Oceanias* (im Baum durch die Bewohner der Fidschi- und Cook-Inseln repräsentiert). Durch zusätzlichen Genfluß von Vorfahren der Hochland-Neuguineaner nach Melanesien, haben sich die rezenten Fidschianer ausdifferenziert (vgl. Pfad mit der Beschriftung  $\varepsilon$ ).

Die aus der Anpassung der an die empirischen Schätzer der  $f_4$ -Statistiken gewonnenen *Admixture*-Parameter für den identifizierten besten zyklischen Graphen (Abb. 23) sind in Tab. 6 wiedergegeben. Demnach sind die rezenten Taiwanesen rein autosomal das Ergebnis eines *Admixtures* von  $\alpha_{\text{auto}} = 0,233$  frühen Asiaten oder Philippinern und  $1 - \alpha_{\text{auto}} = 0,767$  Süd-Chinesen. Dieses Verhältnis dreht sich jedoch vollständig um, wenn man den mitochondrialen bzw. Y-

chromosomalen Schätzern glauben schenken will ( $\alpha_{\text{mtDNA}} = 0,801$  bzw.  $\alpha_{\text{Y-DNA}} = 0,996$ ). Nach den autosomalen und mtDNA-Schätzern sind die heutigen Bewohner *Remote Oceanias* (z. B. Cook-Insulaner) aus Migranten mit einer starken asiatischen Prägung (entweder Nachfahren von Süd-Chinesen oder Taiwanesen) entstanden, wobei diese Gründer-Population nur geringen Genfluß aus Neuguinea erfahren hat ( $\beta_{\text{auto}} = 0,099$  und  $\beta_{\text{mtDNA}} = 0,008$ ). Gemäß der Schätzung aus Y-chromosomalen Daten war der papuanische Beitrag mit  $\beta_{\text{Y-DNA}} = 0,123$  jedoch stärker. Zusätzlich kam es jedoch zu einer weiteren Beimischung papuanischer Marker-Varianten durch Vorfahren rezenter Neuguineaner ( $\epsilon_{\text{auto}} = 0,668$ ,  $\epsilon_{\text{mtDNA}} = 0,189$ ,  $\epsilon_{\text{Y-DNA}} = 0,772$ ).

Tab. 8: Geschätzte *Admixture*-Parameter

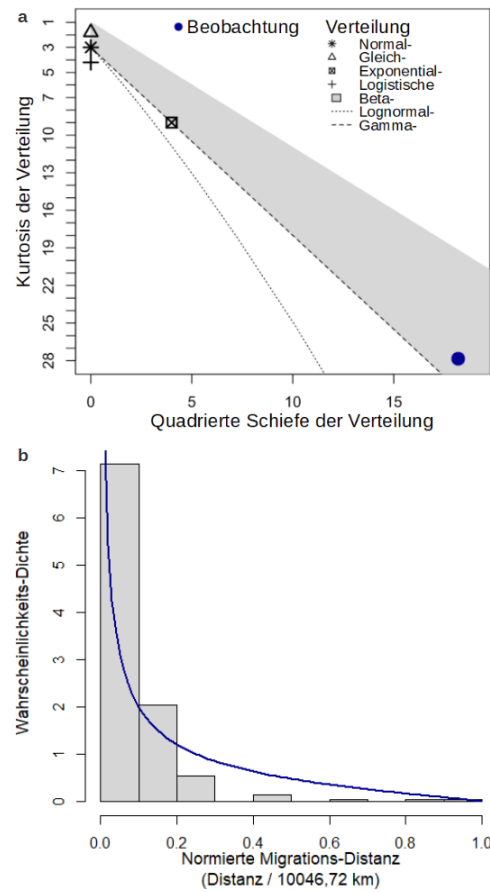
		<i>Admixture</i> -Parameter		
		$\alpha$	$\beta$	$\epsilon$
Daten	autosomal	0,233	0,099	0,668
	mitochondrial	0,801	0,008	0,189
	Y-chromosomal	0,996	0,123	0,772

Dargestellt sind die unter der Topologie in Abb. 23 für die verschiedenen Datensätze geschätzten *Admixture*-Parameter.

### 3.3 WIRKUNG VON SEX-BIASED ADMIXTURE

#### 3.3.1 *Migrations-Verhalten indigener, rezenter Polynesier*

Anhand des dritten und vierten Moments (Schiefe und Kurtosis) der Verteilung der von indigenen Polynesiern mit ursprünglichen Segel-Techniken zurückgelegten (Migrations-)Distanzen, läßt sich im Kontext des Cullen-Frey-Graphen (vgl. Lage des dunkelblauen Punktes in Abb. 24a) folgern, daß die Verteilung der Migrations-Distanzen (vgl. Abb. 24b) durch eine Beta-Verteilung beschrieben werden kann. Da Beta-Verteilungen im Allgemeinen auf Definitionsbereiche zwischen inklusive 0 und 1 beschränkt sind, wurden die beobachteten Distanzen durch die größte zurückgelegte Migrations-Distanz, 10046,72 km, dividiert und so die Daten auf Werte im Intervall  $[0;1]$  normiert. An diese Daten erfolgte schließlich die Anpassung einer Beta-Verteilung, wobei die beiden Parameter der Verteilung als  $\beta_1 = 0,423 \pm 0,033$  und  $\beta_2 = 1,835 \pm 0,201$  (Schätzer  $\pm$  Standardfehler des Schätzers) bestimmt wurden. Die sich dabei ergebende Funktion für die Wahrscheinlichkeits-Dichte wurde in Abb. 24b über dem Histogramm als dunkelblaue Linie eingezeichnet.



**Abb. 24: Verteilung der durch Kanu-Fahrten indigener Polynesier zurückgelegten geodätischen Distanzen**

**a:** Cullen-Frey-Graph zur Identifikation der wahrscheinlichen Verteilung der als dunkelblauer Punkt dargestellten Stichprobe. **b:** Darstellung der Verteilung der empirisch ermittelten Migrations-Distanzen als Histogramm sowie der Wahrscheinlichkeits-Dichte der an diese Daten angepaßten Beta-Verteilung  $\beta(0,423;1,835)$  (dunkelblaue Kurve).

### 3.3.2 Verteilung asiatischer Marker-Varianten im Untersuchungsgebiet

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden die Anteile asiatisch-stämmiger Marker-Varianten (syn. *Asian Ancestries*) im Vergleich zu den papuanisch-stämmigen Marker-Varianten im Untersuchungsgebiet nach Chakraborty et al. (1992; vgl. S. 139 für die verwendete Formel) geschätzt. Die auf diese Weise erhaltenen Schätzer (mit Werten im Intervall von  $[0;1]$ ) wurden farblich im Spektrum von rot bis blau codiert und entsprechend der geographischen Lokalität der untersuchten Deme als gefüllte Kreise in den Abb. 25a – d (unter der Spalte „beobachtet“; vgl. S. 176 – 179) den besten Modellierungen für das *Slow Boat*- und die *Express Train*-Szenarien gegenübergestellt. Dabei repräsentieren blau gefüllte Kreise Deme, in welchen ausschließlich asiatisch-stämmige Marker-Varianten nachgewiesen wurden und die somit eine *Asian Ancestry* von 1,000 aufweisen. Rot codierte De-

me weisen hingegen keine asiatisch-stämmigen und nur ausschließlich papuanische Marker-Varianten auf (*Asian Ancestry* = 0,000). Die unterschiedlichen rötlichen bis bläulichen Lila-Töne stellen dementsprechend Mischungen beider Extrema und damit Deme mit sowohl asiatisch- als auch papuanisch-stämmigen Marker-Varianten dar.

Anhand der autosomalen Schätzer der *Asian Ancestries* stellen sich die meisten Deme des Untersuchungsgebiets (die der Inseln Südost-Asiens, West-Neuguineas, Mikronesiens, Melanesiens und Polynesiens) als weitestgehend asiatisch-beeinflußt dar. Lediglich die Neuguinea-nahen Deme der Molukken (Indonesien), die bereits in den vorherigen Untersuchungen des ersten und dieses Teils der vorliegenden Arbeit (vgl. Abb. 11c, S. 74) zur Betrachtung einer ostindonesischen Gruppe (zusammen mit der Kerngruppe der Inseln Südost-Asiens) geführt hat, weisen autosomal einen größeren Anteil papuanischer als asiatischer Marker-Varianten auf. Dies ist umso erstaunlicher, da die benachbarten Deme West-Papuas wiederum stark asiatisch beeinflusst zu sein scheinen. Lediglich ein Dem West-Neuguineas, welches am südwestlichen Rand der politisch zu Indonesien gehörigen Landmasse positioniert ist, zeigt wiederum starke papuanische Einflüsse und damit einen niedrigen Wert der *Asian Ancestry*. Zudem liegt das Dem in direkter Nachbarschaft zu den Demen Papua-Neuguineas, welche ihrerseits – zumindest im Kerngebiet – ein papuanisch-stämmiges Cluster mit Werten der *Asian Ancestry* von  $< 0,500$  bilden. Dieses papuanisch-beeinflußte Kerngebiet, welches sich um das Hochland Papua-Neuguineas herum ausbildet, erstreckt sich jedoch gleichzeitig auch bis nach Neubritannien. Der papuanische Einfluß wird erst wieder durch die stellvertretenden Deme der Admiralitäts-Inseln (Insel Manus), Neuirlands sowie durch die Südost-Spitze Neuguineas und die D'Entrecasteaux-Inseln begrenzt.

Die geographische Verteilung der asiatisch-stämmigen mitochondrialen Marker-Varianten stellt sich ganz ähnlich dar wie die der autosomalen *Asian Ancestries*. Jedoch scheint sich hier das papuanische Kerngebiet nicht ganz so weit über Papua-Neuguinea zu erstrecken. Dieser Effekt scheint dadurch zustande zu kommen, daß insbesondere die Deme des westlichen Papua-Neuguineas, welche anhand der autosomalen Schätzung noch stark papuanisch geprägt waren, nun einen hohen Anteil asiatischer mitochondrialer Marker aufweisen (und damit durch einen bläulichen Lilaton dargestellt werden). Aber auch die Deme des südöstlichen Ausläufers Neuguineas, welche zuvor – bis auf die Spitze der Landzunge – beinahe ausschließlich papuanische autosomale Marker-Varianten aufwiesen, zeigen nun auf Grundlage mitochondrialer Daten einen sehr hohen Anteil asiatischer Marker (und damit hohe Werte der *Asian Ancestry*). Zuletzt unterscheidet sich die Verteilung der mitochondrialen von der der autosomalen *Asian Ancestries* auch dadurch, daß die Deme Ost-Indonesiens keine Indizien für verstärkte papuanische Einflüsse mehr zeigen.

Konträr zur geographischen Verteilung der autosomalen und mitochondrialen *Asian Ancestry* zeigt sich anhand der Y-chromosomalen Schätzer eine deutlich stärkere Verbreitung papuanisch-stämmiger Marker-Varianten von Neuguinea aus in die benachbarten Siedlungsräume (Inseln Südost-Asiens, Melanesien, Mikronesien und Polynesien). Lediglich die Deme des asiatischen Festlands bleiben hiervon ausgeschlossen. So weisen beispielsweise die Deme der Inseln Südost-Asiens (westliche Inseln Indonesiens, Philippinen und Taiwan) leicht überwiegend mehr asiatisch-stämmige als papuanisch-stämmige Marker auf, wobei rein optisch kein gradueller Verlauf von starker Durchmischung zu beinahe reinen asiatischen Entitäten erkennbar ist. Die Deme der Molukken – diesmal aber auch ein Dem Sulawesi, für welches Daten vorlagen – weisen, ähnlich wie für die autosomalen Marker, nur einen sehr geringen Wert der *Asian Ancestry* und damit einen hohen Anteil papuanischer Marker-Varianten auf. Die Deme West-Neuguineas, welche einen hohen Anteil autosomaler und mitochondrialer asiatisch-stämmiger Marker-Varianten aufwiesen, repräsentieren zwar überwiegend papuanisch-stämmige Y-chromosomale DNA-Varianten, denen jedoch noch ein nicht unerheblicher Anteil asiatischer Marker beigemischt ist. Dies gilt insbesondere für die westlichen Deme Neuguineas. Die zentralneuguineanischen und melanesischen Entitäten weisen hingegen größtenteils kaum Spuren asiatisch-stämmiger Marker-Varianten auf. Lediglich vereinzelte Deme zeigen höhere *Asian Ancestries*. In der Tendenz zeigen erst die Stellvertreter des mikronesischen Dems und der polynesischen Deme wieder verstärkt asiatische Beimischungen, wobei die *Asian Ancestries* einen Gradienten ausbilden, dem folgend die Deme mit zunehmender Entfernung zu Zentral-Polynesien (also Richtung Peripherie) verstärkt asiatische Marker-Varianten aufweisen.

Um die Qualität der Schätzung der *Asian Ancestries* aus den im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendeten Datensätzen abzuschätzen, wurden die aus den autosomalen und mitochondrialen Marker-Häufigkeiten geschätzten Werte mit denen aus genomisch hochauflösenden autosomalen und X-chromosomalen Markern geschätzten und von Vallée et al. (2016) wiedergegebenen Werte der *Asian Ancestry* korreliert. Im Rahmen der hierfür durchgeführten Randomisierungs-Tests mit 100000 Wiederholungen konnte für die autosomalen Schätzer ein Pearson-Korrelationskoeffizient von 0,803 beobachtet werden, welcher signifikant verschieden von 0 ist ( $p = 0,006$ ). Die Korrelation zwischen mitochondrialen und X-chromosomalen Schätzern der *Asian Ancestries* erwies sich mit einem Koeffizienten von 0,904 sogar noch höher. Auch diese Korrelation scheint (auf einem Signifikanz-Niveau von  $\alpha = 0,050$ ) signifikant verschieden von 0 zu sein ( $p = 0,004$ ).



### 3.3.3 Gleichungsbasiertes Modell

#### 3.3.3.1 Modell-Anpassung

Im Rahmen der Anpassung der gleichungsbasierten Modellierungsergebnisse an die beobachteten autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Verteilungen der *Asian Ancestries*, wurden mit Hilfe der Ergebnisse von *Simulated Annealing*-Ansätzen und approximativer Bayes-Schätzungen *a posteriori*-Wahrscheinlichkeits-Verteilungen für die vier Parameter, asiatische ( $m_a$ ) und papuanische Migrationsrate ( $m_p$ ), Fekunditäts-Differenz ( $f_d$ ) und Verpaarungs-Ungleichgewicht ( $M$ ), welches zu *Sex-biased Admixture* führt, geschätzt. Die durch arithmetische Mittelwerts-Bildung dabei als (möglicherweise) optimale Parameter-Werte angenommenen Ausprägungen sind für die betrachteten vier Modelle (ein *Slow Boat*- und drei verschiedene *Express Train*-Modelle) in Tab. 9 gegenübergestellt. Dabei zeigte sich jeweils, daß die asiatischen Migrationsraten – unabhängig von der betrachteten Modell-Variante – jeweils nur ungefähr halb so groß sind wie die papuanischen Migrationsraten. Besonders auffällig ist dabei, daß die optimalen Schätzer für  $m_a$  und  $m_p$  für das *Slow Boat*-Szenario mit 0,469 bzw. 0,941 deutlich höher als für die *Express Train*-Szenarien ( $\bar{m}_a = 0,254$ ,  $\bar{m}_p = 0,451$ ) sind. Dies würde bedeuten, daß über 94 % der als papuanisch klassifizierten Individuen eines Dems in jeder Generation emigrieren. Die Schätzer der Fekunditäts-Differenzen  $f_d$  sowie die geschätzten Verpaarungs-Ungleichgewichte  $M$  sind jedoch über alle vier gleichungsbasierte Modelle quantitativ gering.

**Tab. 9: Optimale Parameter-Werte und Modell-Charakteristika**

Modell	$m_a$	$m_p$	$f_d$	$M$	$R^2_{\text{auto}}$	$R^2_{\text{mtDNA}}$	$R^2_{\text{Y-DNA}}$	$\text{RSS}_{\text{total}}$
SBT	0,469	0,941	0,005	0,019	0,145	0,133	0,357	17,618
ETM1	0,263	0,438	-0,001	0,008	0,250	0,394	0,429	14,860
ETM2	0,250	0,459	-0,001	0,009	0,347	0,453	0,400	13,577
ETM3	0,250	0,455	-0,001	0,009	0,347	0,454	0,400	13,576

Als durch Anpassung an die aus empirischen Beobachtungen geschätzten *Asian Ancestries* identifizierten optimalen Parameter-Werte und zugehörige Modell-Charakteristika ( $R^2$ -Werte sowie Summe der quadrierten Residuen über alle Datensätze hinweg,  $\text{RSS}_{\text{total}}$ ). SBT: Modellierung der *Slow Boat*-Theorie, nach der sich asiatische Marker-Varianten ausschließlich über benachbarte Deme ausbreiten können. ETM1: Modellierung einer *Express Train*-Migration von Taiwan ins Bismarck-Archipel, wo freie Deme durch die Immigranten kolonisiert werden, zusätzlich zum *Slow Boat*-Szenario. ETM2: Wie ETM1, jedoch durchmischen sich einige Nachkommen taiwanesischer Immigranten nicht mit den benachbarten Papuanern und besiedeln nach und nach die restlichen melanesischen Inseln und Deme Samoas und Tongas. ETM3: Wie ETM2, jedoch mit einer zusätzlichen frühen *Express Train*-Migration indigener Asiaten nach West-Papua (in Generation 1).

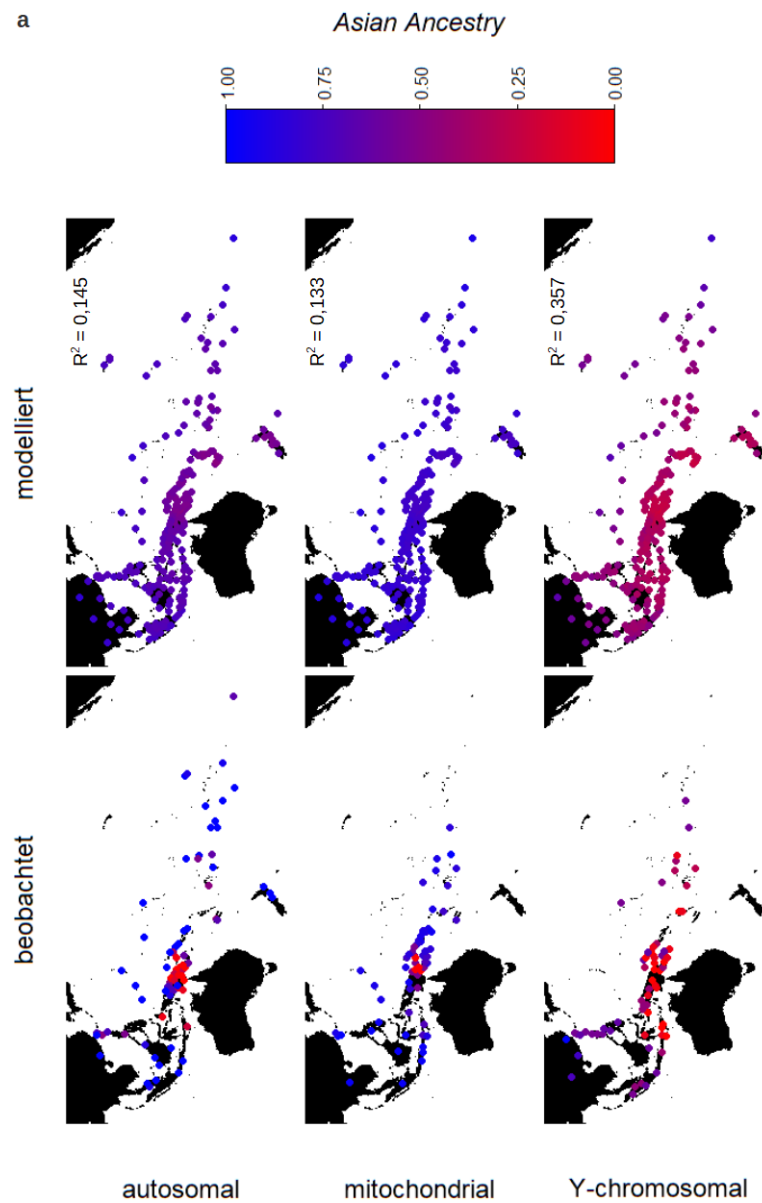
Die mit Hilfe der posterioren Parameter-Verteilungen (vgl. Abb. 27a, S. 185) geschätzten 95 %-Konfidenz-Intervalle der asiatischen Migrationsraten,  $m_a$ , überlappen sich für die *Express Train*-Modelle. Hingegen kann keine Überschneidung für die Konfidenz-Intervalle dieses Parameters für *Slow Boat*- mit den *Express Train*-Modellen festgestellt werden, weshalb geschlußfolgert werden kann, daß sich der Wert dieses Parameters für das *Slow Boat*-Modell mit großer Konfidenz quantitativ unterscheidet (SBT: [0,454;0,480], ETM1: [0,249;0,274], ETM2: [0,238;0,266], ETM3: [0,239;0,265]; siehe Tab. 9 für eine Erklärung der Abkürzungen SBT und ETM1 – 3). Dasselbe gilt für die geschätzten optimalen Werte der papuanischen Migrationsrate,  $m_p$ : SBT: [0,926;0,957], ETM1: [0,425;0,452], ETM2: [0,444;0,473], ETM3: [0,445;0,471]. Auch für die Fekunditäts-Differenz  $f_d$ , welche für das *Slow Boat*-Modell (SBT) mit 0,005 geringfügig zu Gunsten papuanischer und für die *Express Train*-Modelle mit -0,001 tendenziell zu Gunsten asiatischer Nachkommen geschätzt wurde, findet sich anhand der 95 %-Konfidenz-Intervalle kein Indiz für signifikante Unterschiede zwischen den Modellen (SBT: [0,001;0,010], ETM1: [-0,005;0,003], ETM2: [-0,005;0,004], ETM3: [-0,005;0,004]). Lediglich der Schätzer für das *Slow Boat*-Modell unterscheidet sich mit 95 %iger Sicherheit signifikant von 0. Die Verpaarungs-Ungleichgewichte (Parameter  $M$ ) wurden unabhängig vom betrachteten Modell stets mit leicht positiven Werten als optimale Parameter-Ausprägung gewählt. Mit Hilfe der geschätzten posterioren Verteilungen des Parameters  $M$  läßt sich zudem zeigen, daß über alle Modelle hinweg die positive Verpaarungs-Präferenz (zwischen asiatischen Frauen und papuanischen Männern) mit großer Konfidenz größer als 0 ist (SBT: [0,011;0,027], ETM1: [0,002;0,014], ETM2: [0,002;0,017], ETM3: [0,002;0,018]).

Die unter geschätzten optimalen Parameter-Werten (vgl. Tab. 9, S. 173) modellierten geographischen Verteilungen der autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen *Asian Ancestries* sind für die vier unterschiedlichen Modelle (SBT, ETM1 – 3) in den Abb. 25a – d auf den nachfolgenden Seiten dargestellt. Die geschätzte Nachbildung der heutigen Verteilung von *Asian Ancestries* unter der Annahme einer Diffusion von Individuen (und der mit ihnen assoziierten Marker-Varianten), die ausschließlich über benachbarte Deme erfolgt, so wie es das *Slow Boat*-Modell postuliert, ist in Abb. 25a widergegeben. Bereits visuell ist gut erkennbar, daß selbst unter den optimalen Parametern das Modell das Cluster neuguineanischer Deme mit geringer *Asian Ancestry* (und somit mit hohem Anteil an Individuen mit papuanischen Marker-Varianten) nicht vorhersagen kann. Während für die Schätzung der *Asian Ancestries* der mtDNA augenscheinlich alle Deme in einem einheitlichen Blauton (und damit mit Werten nahe 1) dargestellt wurden, bilden die autosomalen Schätzer der *Asian Ancestries* einen leichten Gradienten mit Werten nahe 1,000 in der Peripherie bis zu etwa 0,500 in den zentralen Regionen Papua-Neuguineas und

Melanesiens aus. Durch diese Umstände lassen sich auch die relativ niedrigen Determinationskoeffizienten von 0,145 (für autosomale Schätzer) und 0,133 (für mitochondriale Schätzer) erklären. Ein Determinationskoeffizient von  $R^2 = 0,357$  deutet für die Y-chromosomalen Schätzer der *Asian Ancestry*-Verteilung bereits an, daß hier das *Slow Boat*-Modell besser im Stande war, die reale Verteilung asiatischer Marker-Varianten im Untersuchungsgebiet zu modellieren. Allerdings überschätzt das Modell hier die *Ancestry*-Werte der Asien-nahen und zentral-papuanischen Deme.

Für das Modell mit einer *Express Train*-Migration von Taiwan ins Bismarck-Archipel und die Salomonen, wo die ankommenden Immigranten die noch unbesiedelten Deme kolonisieren (ETM<sub>1</sub>), deutet sich im Gegensatz zum reinen *Slow Boat*-Modell für die mitochondrialen Schätzer bereits ein Cluster an Deme innerhalb Papua-Neuguineas mit leicht verringerter *Asian Ancestry* (jedoch immer noch mit Werten, die tendenziell über 0,500 liegen) an (vgl. Abb. 25b, S. 177). Und auch für die autosomalen *Ancestry*-Schätzer ist nun ein klares Minimum in Papua-Neuguinea erkennbar, wobei die Werte in Richtung der Inseln Südost-Asiens, Mikronesiens und Polynesiens hin wieder zunehmen. Diese Verteilung, welche die wahre, empirisch ermittelbare geographische Verteilung der *Asian Ancestries* besser beschreibt, drückt sich auch in höheren  $R^2$ -Werten aus ( $R^2_{\text{autosomal}} = 0,250$ ,  $R^2_{\text{mtDNA}} = 0,394$ ). Des Weiteren bilden sich unter den besten Parameter-Schätzern in diesem Modell nun Y-chromosomal nahezu rein papuanische Deme innerhalb Zentral-Papua-Neuguineas aus, so wie es empirisch beobachtet werden kann. Dennoch unterschätzt das Modell – wie bereits das reine *Slow Boat*-Modell (vgl. Abb. 25a) auch – die Y-chromosomalen *Asian Ancestries* der kontinentalasiatischen Deme, welche sich nach Datenlage als (nahezu exklusiv) asiatisch präsentieren. Dennoch ergibt sich für die Y-chromosomalen Daten ein höherer  $R^2$ -Wert von 0,429 in diesem *Express Train*- als für das *Slow Boat*-Modell.

Die beste Emulation der tatsächlichen, heutigen Verteilung asien- und papua-stämmiger Marker-Varianten im Untersuchungsgebiet ergibt sich jedoch für die letzten beiden *Express Train*-Modelle (ETM<sub>2</sub> und ETM<sub>3</sub>), in denen die Nachkommen einiger taiwanesischer *Express Train*-Migranten, welche sich initial im Bismarck-Archipel und den Salomonen niederließen, weitestgehend isoliert von den Papuanern Neuguineas blieben und schließlich Vanuatu, Neukaledonien, die Fidschi-Inseln, Samoa und Tonga besiedelten. Die Ergebnisse dieser Modell-Läufe sind in den Abb. 25c (S. 178) und 25d (S. 179) dargestellt. Obwohl das Modell ETM<sub>3</sub>, dessen Ergebnisse in Abb. 25d dargestellt wurden, von einer zusätzlichen frühen *Express Train*-Migration nach West-Neuguinea ausgeht, lassen sich die emulierten Verteilungen der *Asian Ancestries* rein visuell nicht voneinander unterscheiden: Im Vergleich zu den Ergebnissen des Modells ETM<sub>1</sub> (vgl. Abb. 25b) bildet sich im östlichen Bereich Neuguineas das Cluster von Deme mit



**Abb. 25: Modellierungs-Ergebnisse (unter besten Parameter-Werten)**

Dargestellt sind jeweils die Modellierungs-Ergebnisse (geographische Verteilung der *Asian Ancestry* im Untersuchungsgebiet) unter den Parameter-Werten, welche die Differenzen zwischen beobachteten (aus empirischen Daten geschätzten) und modellierten *Asian Ancestries* minimieren. Dabei sind die beobachteten den modellierten Schätzer für die autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Daten jeweils gegenübergestellt. a: *Slow Boat*-Szenario, in dem sich – ausgehend von der initialen Verteilung asiatischer und papuanischer Deme (vgl. Abb. 18, S. 143) – asiatische Marker ausschließlich durch benachbarte Deme („Diffusion“) über das pazifische Untersuchungsgebiet verteilen können.

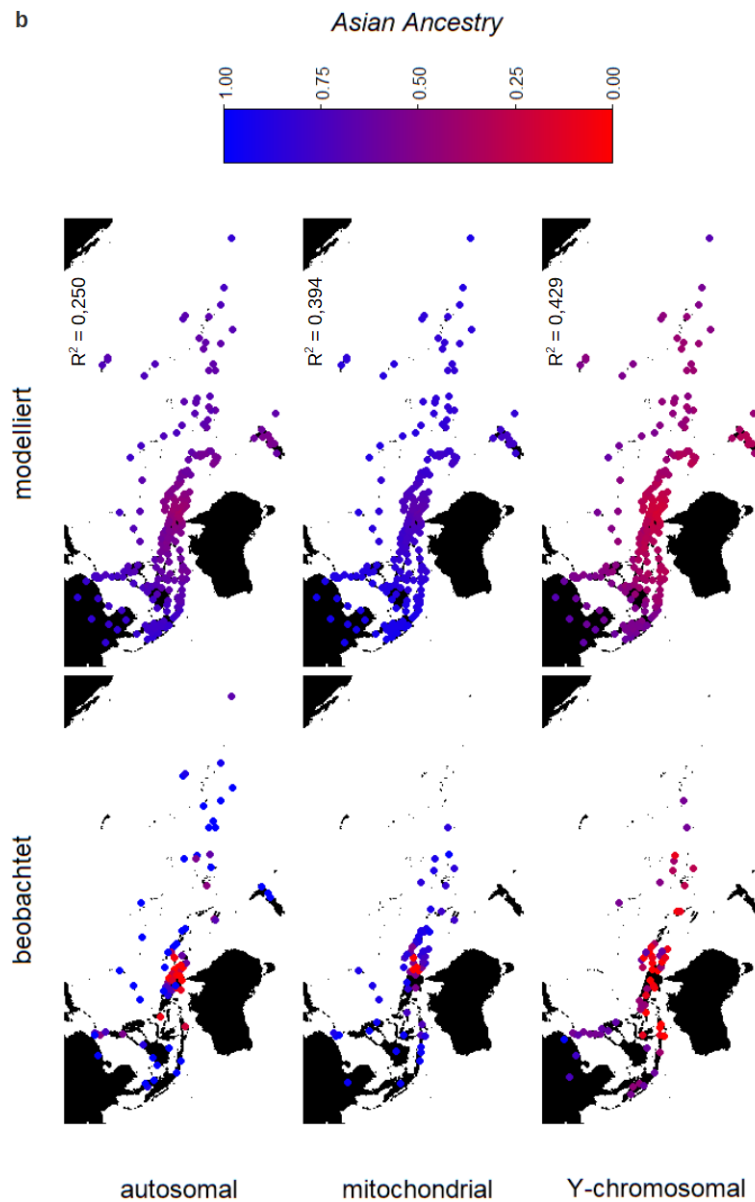


Abb. 25: Modellierungs-Ergebnisse (unter besten Parameter-Werten) (Fortsetzung)

b: *Express Train*-Szenario, in dem – zusätzlich zur Ausbreitung von Marker-Varianten durch Diffusion durch benachbarte Deme – im Rahmen einer singulären *Express Train*-Migration Individuen aus Taiwan ins Bismarck-Archipel einwanderten und dort freie Deme besetzten.

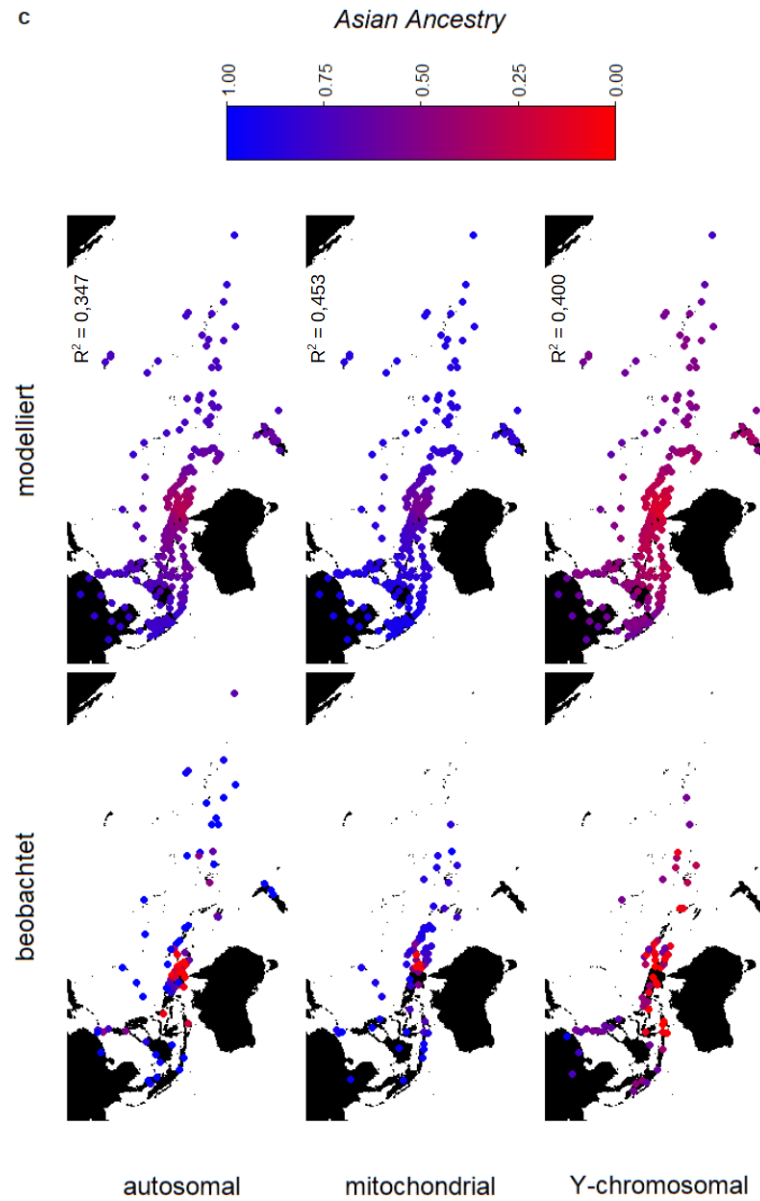


Abb. 25: Modellierungs-Ergebnisse (unter besten Parameter-Werten) (Fortsetzung)

c: Szenario, in dem sich einige Nachkommen der aus Taiwan ankommenden *Express Train*-Migranten (vgl. b) nicht mit Papuanern durchmischen und schließlich die noch nicht kolonisierten Deme Melanesiens (Reef- und Santa Cruz-Inseln der Salomonen, Vanuatu, Neukaledonien, Fidschi) sowie Samoas und Tongas besetzen.

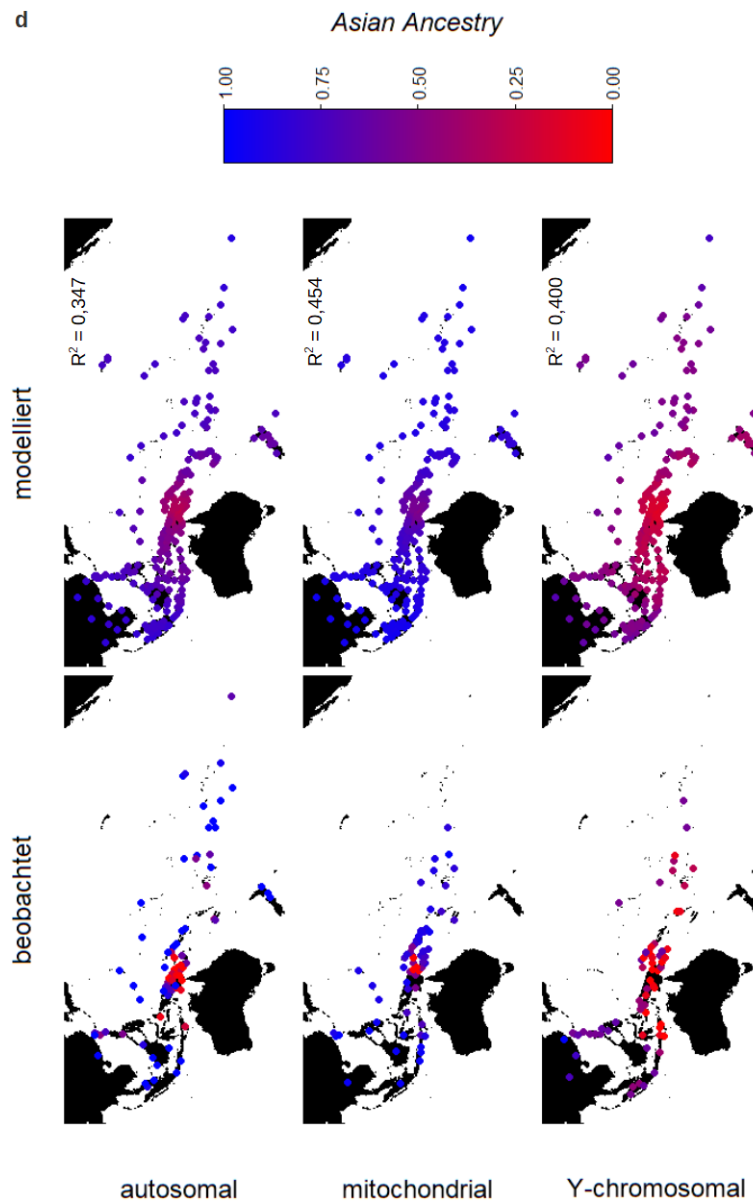


Abb. 25: Modellierungs-Ergebnisse (unter besten Parameter-Werten) (Fortsetzung)

d: *Express Train*-Modell wie unter c beschrieben, jedoch mit einer zusätzlichen frühen *Express Train*-Migration von Taiwan nach West-Papua (westlicher Teil Neuguineas).

hoher autosomaler *Asian Ancestry* noch deutlicher heraus, wobei sein Kerngebiet im Bereich des papua-neuguineanischen Hochlands liegt. Eine ähnliche Verteilung, jedoch – wie auch anhand der Verteilung der *Ancestries* aus empirischen Daten erkennen läßt – räumlich stärker umgrenzt, stellt sich für die mitochondrialen *Asian Ancestries* dar. Im Vergleich zu den vorherigen Modellen, in denen keine mtDNA-*Ancestries* von kleiner 0,500 erreicht wurden (was einen höheren Anteil an asiatisch-stämmigen als papuanisch-stämmigen Individuen in den entsprechenden Deme impliziert), sind nun im Kerngebiet des papua-neuguineanischen Clusters auch Deme mit einer *Asian Ancestry* von  $< 0,500$  vertreten. Allerdings wird im Vergleich zur empirisch beobachteten Verteilung der Anteil papuanisch-stämmiger Marker-Varianten immer noch deutlich unterschätzt. Die modellierte geographische Verteilung der Y-chromosomalen *Ancestries* indiziert ebenso den höchsten Anteil papuanischer Marker-Varianten im zuvor beschriebenen Kerngebiet. Wie bereits in den zuvor beschriebenen Modellen, stellen sich die Deme der Inseln Südost-Asiens, Melanesiens, Mikronesiens und Polynesiens, aber auch des asiatischen Festlands, in den Simulations-Ergebnissen der Modelle ETM2 und ETM3 als Gruppe von Individuen mit deutlich gemischter (d. h. sowohl asiatischer als auch papuanischer) Herkunft dar. Unter allen emulierten Szenarien erreichen diese beiden Modelle die höchsten  $R^2$ -Werte und scheinen somit im Stande zu sein, die Realität am besten abzubilden. Die individuellen  $R^2$ -Werte betragen 0,347 (für die autosomalen Daten in beiden Modellen), 0,453 bzw. 0,454 (für die mtDNA-Daten des Modells ETM2 bzw. ETM3) sowie 0,400 (für die Y-chromosomale Schätzung in beiden Modellen).

Um zu überprüfen, ob die zentralen Tendenzen der für jedes Modell über alle drei Datensätze gepoolten Residuen (Differenzen zwischen beobachteten und mit Hilfe der verschiedenen Modelle geschätzten *Asian Ancestries*) signifikant von 0 abweichen (Null-Hypothese), kamen nicht-parametrische Wilcoxon-Rangsummen-Tests zum Einsatz. Diese zeigten für die drei betrachteten *Express Train*-Modelle, daß sich die Mediane der Residuen unter den optimierten Parametern nicht signifikant von 0 unterscheiden ( $p_{\text{ETM}_1} = 0,084$ ,  $p_{\text{ETM}_2} = 0,113$ ,  $p_{\text{ETM}_3} = 0,196$ ). Lediglich für das *Slow Boat*-Modell indiziert ein p-Wert von 0,013 auf einem Signifikanz-Niveau von  $\alpha = 0,050$  einen Median, der signifikant vom Wert 0 abweicht.

Als Standardabweichungen der Residuen der vier Modelle unter den als optimal identifizierten Parameter-Werten ergaben sich  $s_{\text{SBT}} = 0,270$ ,  $s_{\text{ETM}_1} = 0,252$ ,  $s_{\text{ETM}_2} = 0,242$  und  $s_{\text{ETM}_3} = 0,241$ . Um zu überprüfen, ob sich die Verteilungen der Residuen hinsichtlich ihrer Streuung signifikant voneinander unterscheiden, wurden paarweise Ansari-Bradely-Tests durchgeführt. Aufgrund der potentiellen  $\alpha$ -Fehler-Kumulierung (durch diese multiplen Tests), wurden die dabei erhaltenen p-Werte (vgl. Tab. 10) mit einem Bonferroni-korrigierten



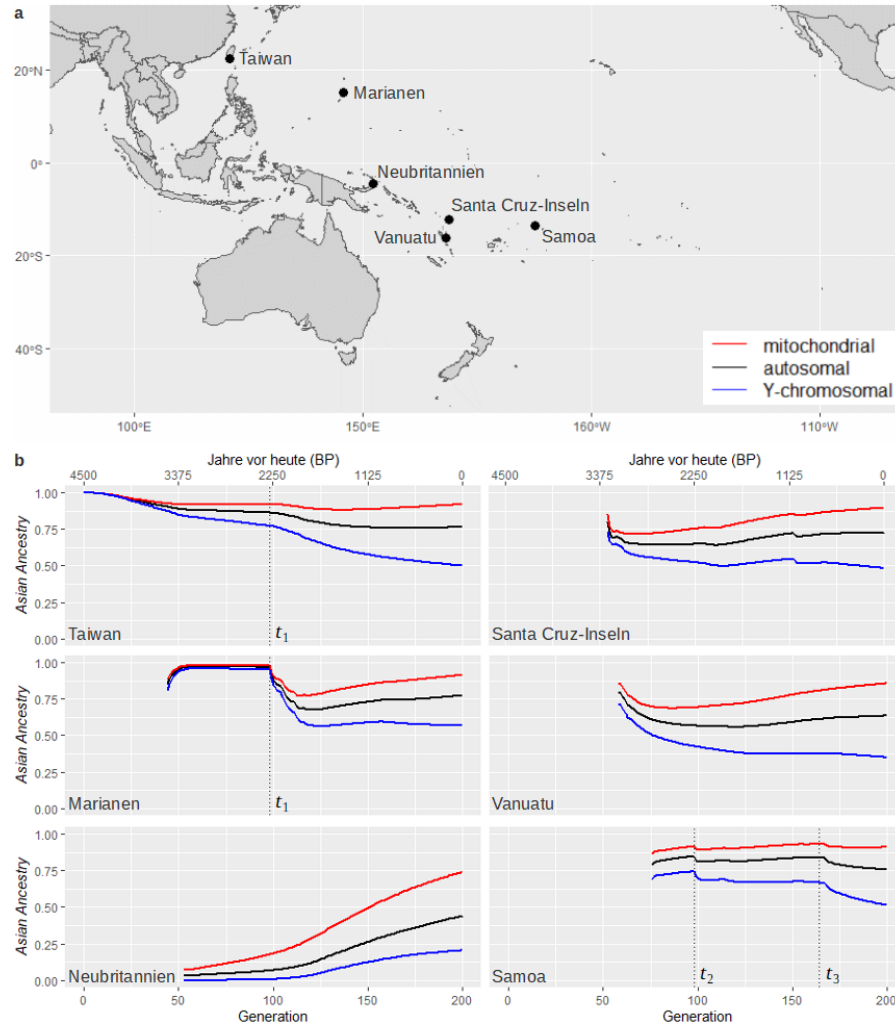
Tab. 10: Paarweiser Vergleich der Residual-Streuungen

	ETM <sub>1</sub>	ETM <sub>2</sub>	ETM <sub>3</sub>
SBT	0,261	0,181	0,148
ETM <sub>1</sub>		0,818	0,789
ETM <sub>2</sub>			0,961

Ergebnisse ( $p$ -Werte) paarweiser Vergleiche der Residuen-Streuung mit zweiseitigen Ansari-Bradley-Tests für die vier Modelle (SBT, ETM<sub>1</sub>, ETM<sub>2</sub>, ETM<sub>3</sub>; vgl. Legende von Tab. 9).

Signifikanz-Niveau von  $\alpha = 8,333 \times 10^{-3}$  verglichen. Dabei zeigte sich, daß es keine signifikanten Unterschiede in der Streuung (Dispersion) der Residual-Verteilungen gibt und daß sich somit auch die Standardabweichungen nicht signifikant voneinander unterscheiden. Aufgrund der niedrigeren  $p$ -Werte der Vergleiche der *Express Train*-Modelle mit dem *Slow Boat*-Modell, welche etwa um den Faktor 3 – 6 kleiner als die  $p$ -Werte der Vergleiche der *Express Train*-Emulationen untereinander sind, wurden zudem einseitige Ansari-Bradley-Tests durchgeführt, um zu testen, ob die Residual-Streuungen der drei *Express Train*-Modelle kleiner als die des *Slow Boat*-Szenarios sind. Zwar zeigen die Simulationen ETM<sub>2</sub> und ETM<sub>3</sub> in der Tendenz geringere Streuungen als SBT ( $p_{\text{SBT} - \text{ETM}_2} = 0,090$ ,  $p_{\text{SBT} - \text{ETM}_3} = 0,074$ ;  $p_{\text{SBT} - \text{ETM}_1} = 0,131$ ), jedoch sind diese Unterschiede – auch ohne Korrektur für multiples Testen – nicht signifikant, weshalb davon ausgegangen werden muß, daß sich die Residual-Streuungen zwischen den Modellen nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Weiterhin wurden exemplarisch für einige Deme die simulierte zeitliche Veränderung der *Asian Ancestries* der drei Teilgenome unter dem *Express Train*-Modell betrachtet, in dem die im Bismarck-Archipel aus Taiwan ankommenden Migranten die dortigen freien Deme (zusammen mit den Papuanern benachbarter Deme) kolonisieren und eine Gruppe von Nachfahren dieser Migranten, welche sich nicht mit den in Neuguinea heimischen Papuanern weiter vermischten, die Inseln *Remote Oceanias* bis hin nach Samoa sowie Tonga besiedeln (ETM<sub>2</sub> & 3). Die geographischen Lagen der hierfür ausgewählten Entitäten sind in Abb. 26a dargestellt. Die Teil-Graphen in Abb. 26b stellen die Veränderungen der autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen *Asian Ancestries* im Laufe der Zeit (seit der Kolonisierung der sie repräsentierenden Deme) dar. Zusätzlich zur eigentlichen Abszissenachse, welche den zeitlichen Verlauf als Generationszahl seit Beginn der modellierten Ausbreitung (vor 4500 Jahren; austronesische Expansion) angibt, wurde eine zusätzliche x-Achse hinzugefügt, welche die temporäre Komponente in Jahren vor heute (BP) repräsentiert. Generell zeigt sich, daß die modellierten *Asian Ancestries* (auch bei den nicht in Abb. 26 dargestellten Demen) für bestimmte Zeitpunkte so sortiert sind, daß die mitochondriale DNA stets größere oder gleich große



**Abb. 26: Temporäre Variabilität von *Asian Ancestries***

Dargestellt ist die zeitliche Variation der *Asian Ancestries* für einige pazifische Deme unter Annahme der Gültigkeit des Modells ETM2 (vgl. Legende von Tab. 9). **a:** Geographische Standorte der Deme, deren Verlauf in b dargestellt wurde. **b:** Zeitliche Entwicklung der autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen *Asian Ancestry* für sechs stellvertretende Deme Taiwans, der Marianen, Neubritanniens, der salomonischen Santa Cruz-Inseln, Vanuatus und Samoas. Zu den Zeitpunkten  $t_1$  bis  $t_3$  werden benachbarte Deme kolonisiert, wobei die ankommenden Individuen und ihre Nachfahren aufgrund stärkerer unterschiedlicher Anteile asiatischer Marker-Varianten durch „Diffusions“-Migration nach und nach auch die *Asian Ancestries* benachbarter Deme beeinflussen (siehe Haupttext).

*Asian Ancestries* wie die Y-chromosomalen Marker zeigen. Der autosomale Anteil asiatisch-stämmiger Marker-Varianten liegt hingegen stets zwischen dem der mtDNA und der NRY-Daten (Effekt des positiven Wertes des Verpaarungs-Ungleichgewichts).

Die Zeitreihen in Abb. 26b zeigen für das taiwanesischen sowie für das marianische Deme einen (temporären) Verlust an asiatischen Marker-Varianten zum Zeitpunkt  $t_1$ , welcher sich durch einen Abfall der *Asian Ancestries* aller Datensätze ausdrückt. Die Reduktion der *Asian Ancestries* wirkt dabei scheinbar stärker auf die Stellvertreter der Marianen, welche (im Rahmen der Modellierung und nach frühesten bekannten Radiocarbon-Datierungen anthropogener Relikte) in der Generation 44 (und damit vor ca. 3500 Jahren) besiedelt wurden und – aufgrund ihrer vermehrten Wechselwirkung mit Trägern überwiegend asiatischer Marker-Varianten – einen sehr hohen Anteil autosomaler, mitochondrialer und Y-chromosomaler Marker erhalten konnten. Bezeichnend ist hierbei, daß exakt zu diesem Zeitpunkt, welcher als  $t_1$  bezeichnet und in den Abbildungen für Taiwan und die Marianen durch die fein gepunktete Linie repräsentiert wird, ein zu den Marianen benachbartes und über die Marianen auch indirekt mit Taiwan verbundenes Deme (vgl. Abb. 18, S. 143) der Karolinen (Yap-Inseln) erstbesiedelt wurde. Im Gegensatz zu ihren neuen Nachbarn, den Bewohnern der Marianen, weisen die Kolonisten der karolinischen Yap-Inseln nur einen mäßigen Anteil asiatischer Marker-Varianten auf, welcher sich in mittleren *Asian Ancestries* ausdrückt (autosomal: 0,511, mitochondrial: 0,587, Y-chromosomal: 0,453). Der Anteil asiatisch-stämmiger Marker-Varianten innerhalb des betrachteten Deme Taiwans sinkt ebenso ab dem Zeitpunkt  $t_1$ . Generell ist hier aber der Verlust asiatischer Marker-Varianten (und damit die Zunahme an papuanischen Marker-Varianten) nicht so stark ausgeprägt und damit gradueller als für die marianischen Repräsentanten.

Ebenso graduelle und (kaum) in ihrer Kontinuität gestörte Verläufe ergeben sich für die betrachteten Deme Neubritanniens, die salomonischen Santa Cruz-Inseln sowie Vanuatus. Deutlich erkennbar ist für den Stellvertreter Neubritanniens, daß die aus einer Hybridisierung der aus Taiwan ankommenden *Express Train*-Migranten mit den indigen in Neubritannien lebenden Papuanern entstehende Fortpflanzungsgemeinschaft anfangs nur einen niedrigen Anteil asiatischer Marker-Varianten (beigetragen durch die *Express Train*-Migranten) aufweist. Aufgrund der dem Modell zugrundegelegten allgemeinen Migrations-Dynamik und der speziellen demographischen Charakteristika erhöht sich jedoch der Anteil asiatisch-stämmiger Marker-Varianten innerhalb Neubritanniens auf ein (final) mittleres Niveau.

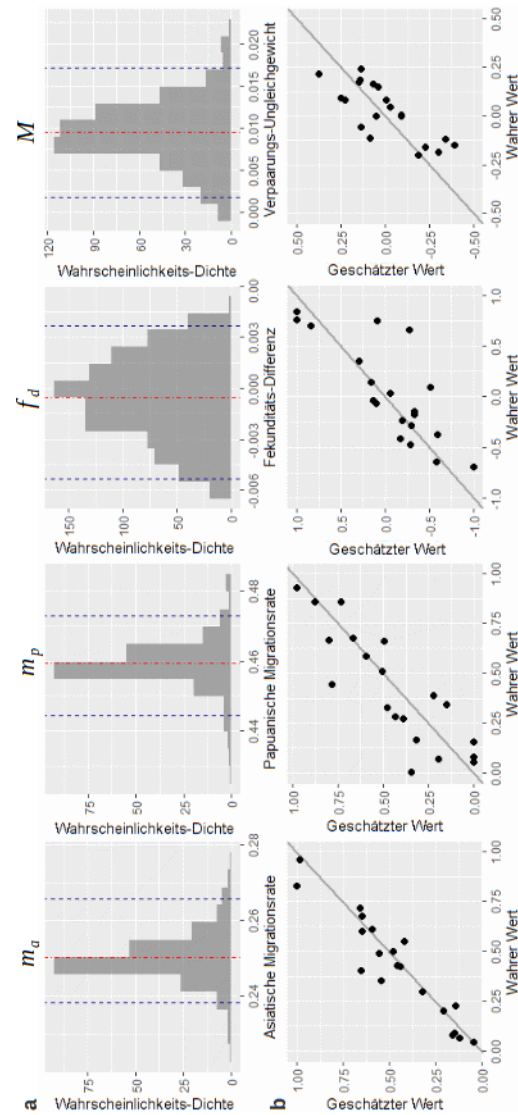
Die in der rechten Spalte von Abb. 26b dargestellten Entwicklungen der *Asian Ancestries* repräsentieren die Mikroevolution der durch die Lapita-Leute erstmals besiedelten Deme *Near Oceanias*, wobei die Sortierung von oben nach unten die zeitliche Besiedlungsabfolge wi-

derspiegelt. Aufgrund der Charakteristika der modellierten *Express Train*-Modelle ETM<sub>2</sub> und ETM<sub>3</sub>, startet die Kolonisierung mit einer Gruppe von Siedlern, deren genetische Zusammensetzung der *Asian Ancestry* des taiwanesischen Dems zur modellierten Generation 53 (*Express Train*-Migration von Taiwan nach Neubritannien, ca. 3300 Jahre BP) entspricht. Bereits kurz nach der Initial-Besiedlung der *Near Oceania* nächstgelegenen Inseln Melanesiens, den Santa Cruz-Inseln, gelangen verstärkt papuanisch-stämmige Marker-Varianten ins Dem und verringern auf diese Weise seine *Asian Ancestries* geringfügig. Auch innerhalb Vanuatus ist eine Reduktion der *Asian Ancestries* nachweisbar, welche jedoch gradueller und somit zeitlich versetzt und langsamer stattfindet.

Im Gegensatz zu den zuvor beschriebenen und in relativer Nachbarschaft liegenden Demen *Remote Oceanias*, ist für das samoanische Dem keine Reduktion des Anteils asiatisch-stämmiger-Marker-Varianten kurz nach der Kolonisierung mehr nachweisbar. Eine eher impulsartige (wenngleich geringe) Absenkung der *Asian Ancestries* läßt sich für Samoa erst zum Zeitpunkt  $t_2$  (Generation 98, ca. 2300 Jahre BP) und nach dem Zeitpunkt  $t_3$  (Generation 164, ca. 800 BP) nachweisen. Auch hier fällt – wie bereits für die betrachteten Deme Taiwans und der Marianen-Inseln – auf, daß exakt zum Zeitpunkt  $t_2$  (den ermittelten Angaben zur Erstbesiedlung folgend) ein Dem im französischen Überseegebiet Wallis und Futuna (Lage zwischen Fidschi, Samoa und Tuvalu) initialbesiedelt wurde. Dieses direkt zu Samoa benachbarte Dem zeigt wegen eines verstärkten Einflusses der sich nach und nach innerhalb Melanesiens ausbreitenden papuanisch-stämmigen Marker-Varianten eine niedrigere *Asian Ancestry* als Samoa selbst. Zum Zeitpunkt  $t_3$  wurden hingegen die letzten, zum mikronesischen Siedlungsgebiet zählenden Inseln Kiribatis bevölkert, welche ihrerseits von südwestlicher gelegenen mikronesischen Inseln aus kolonisiert wurden und über sie asiatisch- und papua-stämmige Marker-Varianten erhielten (initiale *Asian Ancestries* – autosomal: 0,585 bzw. 0,598, mitochondrial: 0,759 bzw. 0,790, Y-DNA: 0,418 bzw. 0,386). Die entsprechenden Deme Kiribatis sind jedoch nicht direkt zu Samoa benachbart und nur über minimal zwei Deme miteinander verbunden. Die Abnahme der *Asian Ancestries* innerhalb Samoas erfolgt nach den Ergebnissen der Modellierung erst einige wenige Generationen nach dem durch die fein gestrichelte Linie gekennzeichneten Zeitpunkt  $t_3$ .

### 3.3.3.2 Kreuzvalidierung

Im Rahmen einer Kreuzvalidierung sollte überprüft werden, ob die mit Hilfe des verwendeten Optimierungs-Ansatzes geschätzten vier Modell-Parameter korrekt vorhergesagt werden können. Dies ist dann der Fall, wenn die mit den wahren (tatsächlichen) Werten assoziierten geschätzten Parameter eine Punktwolke bilden, die sich gut durch eine Gerade mit einer Steigung von 1,000 approximieren läßt. Die sich



**Abb. 27: Posteriore Parameter-Verteilung und Kreuzvalidierungs-Ergebnisse**

Dargestellt sind die Verteilungen der Parameter des gleichungsbasierten Modells sowie die Kreuzvalidierungs-Ergebnisse. **a:** Die mit Hilfe der approximativen Bayes-Schätzung (ABC) abgeleiteten posterioren Verteilungen der vier Modell-Parameter unter Annahme der Gültigkeit des *Express Train*-Modells ETM2 (vgl. Legende von Tab. 9). Die rote Strich-Punkt-Linie gibt dabei die Lage des arithmetischen Mittelwerts, die vertikalen, blau gestrichelten Linien die untere und obere Grenze des 95 %-Konfidenz-Intervalls an. **b:** Gegenüberstellung der im Rahmen der Kreuzvalidierung festgesetzten, wahren Parameter-Werte und die unter den verwendeten Realisierungen geschätzten Parameter-Werte. Die Werte-Paare sollten einer Geraden mit der Steigung 1,000 (vgl. eingezeichnete graue diagonale Linie in den Teil-Darstellungen) folgen, sofern das verwendete Verfahren zur Parameterschätzung leistungsfähig ist. Von links nach rechts geben die Teil-Plots die Kreuzvalidierungs-Ergebnisse für die asiatische Migrationsrate ( $m_a$ ), die papuanische Migrationsrate ( $m_p$ ), die Fekunditäts-Differenz ( $f_d$ ) und das Verpaarungs-Ungleichgewicht ( $M$ ) an.

dabei durch insgesamt 20 Durchläufe (unter den vier verschiedenen *Slow Boat*- und *Express Train*-Modellen) ergebenden Punktwolken sind in Abb. 27b dargestellt. Dabei zeigt sich bereits rein visuell, daß die Werte-Paare aus wahren und geschätzten Werten der eingezeichneten Geraden (mit einem Achsenabschnitt von 0,000 und einer Steigung von 1,000) folgen. Die als wahr angenommenen und durch Optimierung (der sich aus den angenommenen Parametern ergebenden Anteile asiatischer Marker-Varianten) geschätzten Parameter ergeben in einer linearen Regression für die asiatische Migrationsrate ( $m_a$ ) eine Steigung von 0,982, für die papuanische Migrationsrate ( $m_p$ ) eine Steigung von 0,888, für die Fekunditäts-Differenz ( $f_d$ ) eine Steigung von 0,867 und für das Verpaarungs-Ungleichgewicht zwischen als asiatisch und papuanisch klassifizierten Individuen ( $M$ ) eine Steigung von 1,123. Mit Hilfe von Bootstrap-Tests, bei denen in 100000 Wiederholungen die Verteilung der Steigung durch Ziehen von Werte-Paaren aus den in den Abbildungen dargestellten originalen Werte-Paaren (Rearrangement) geschätzt wurde, wurde letztlich die Wahrscheinlichkeit dafür berechnet, daß die beobachteten Steigungen einer wahren Steigung von 1,000 folgen (Null-Hypothese). Dabei wurden keine Indizien für eine signifikante Abweichung der zuvor berechneten und hier widergegebenen Steigungen der Regressions-Geraden von 1,000 gefunden (p-Werte für  $m_a$ : 0,373,  $m_p$ : 0,160,  $f_d$ : 0,232,  $M$ : 0,721). Somit kann angenommen werden, daß die zur Kreuzvalidierung herangezogenen Schätzwerte zusammen mit den wahren Parameter-Werten Geraden mit einer Steigung von 1,000 bilden.

## ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE UND DISKUSSION

---

### 4.1 UNTERSUCHUNG SELEKTIONSBEDINGTER DIVERGENZEN

Um zu eruieren, ob die im Rahmen des zweiten Teils der vorliegenden Arbeit mit einbezogenen potentiellen Selektions-Faktoren signifikant mit der rezenten Verteilung der Marker-Spektren korrelieren, wurde im Rahmen multipler linearer Regressionen versucht, die Häufigkeiten der einzelnen Marker-Varianten durch eben diese Selektions-Faktoren vorherzusagen. Dabei konnten etliche signifikante Einflüsse festgestellt werden. Dies kann als Indiz dafür gewertet werden, daß die rezent beobachtbaren Ausprägungen der potentiell beeinflussenden Faktoren die heutige genetische Landschaft durch selektive Förderung oder Benachteiligung einzelner Marker-Varianten formte, so wie dies bereits für zahlreiche Marker auf globaler Ebene mehrfach dargelegt werden konnte (z. B. Blair & Feldman 2015, Hancock et al. 2008, Prugnolle et al. 2005a, etc.). Mit Hilfe der Werte einzelner Selektions-Faktoren an den Stichproben-Lokalitäten sowie den geschätzten Achsenabschnitten und Steigungs-Koeffizienten (der für einzelne Polymorphismen anhand größter  $R^2$ -Werte gewählten Modelle), wurden schließlich die Marker-Quantitäten ohne selektive Wirkung der betrachteten Faktoren an den unterschiedlichen ozeanischen Standorten geschätzt. Mit Hilfe dieser selektionsbereinigten (Populations- oder individuellen) Charakteristika wurde schließlich erneut die biologische Strukturierung des Süd-Pazifiks unter Anwendung einiger der im ersten Teil der vorliegenden Arbeit verwendeten Verfahren untersucht. Sofern selektiver Einfluß auf die zur Untersuchung herangezogenen Marker allein im Stande wäre, die im vorherigen Teil dieser Arbeit (sowie in zahlreichen Publikationen zuvor) beobachteten widersprüchlichen Signaturen ozeanischer Populationen zu erklären, müßten sich aus diesen Analysen über alle Datensätze hinweg identische Schlußfolgerungen hinsichtlich der biologischen Strukturierung des Untersuchungsgebiets ableiten lassen.

Wie bereits im ersten Teil dieser Arbeit, wurde auch im zweiten Teil mit der Einteilung der Stichproben in – nach Selektions-Bereinigung der Daten – möglichst homogene pazifische Regionen mit Hilfe des *Complete Linkage*-Verfahrens begonnen (vgl. „Populations-Strukturen und Stratifizierung“, S. 61). Dabei wurden die in Abb. 20 (S. 156) dargestellten und mit Hilfe des Silhouetten-Verfahrens bestimmten Cluster als optimale Gruppierungen ermittelt, die in den nachfolgenden Absätzen weiter diskutiert werden. Obwohl die so bestimmten Einteilungen

nach (selektionsbereinigt-)genetischen Kriterien teilweise andere geographische Muster erbrachten als die *Complete Linkage*-Clusterung auf den originalen Datensätzen (vgl. Abb. 11, S. 74), ließ eine gemeinsame Betrachtung aller drei genetischer Datensätze (autosomal, mitochondrial, Y-chromosomal) eine Bildung identischer, in sich homogener Gruppen zu, wie zuvor. Zum Zweck der besseren Vergleichbarkeit der Muster, die sich für die selektionsbereinigten und die originalen Daten ergaben, wurde diese Strukturierung des Untersuchungsgebiets übernommen (vgl. Abb. 21a, S. 158). In den Randomisierungs-Tests zeigte sich zudem, daß die so gewählte Einteilung in Stichproben-Gruppen über einen Großteil der autosomalen Marker, sowie die mitochondrialen, Y-chromosomalen und kranio-metrischen Daten, homogenere Gruppen bildete, als dies unter zufälliger Anordnung erwartbar wäre (vgl. Tab. 6, S. 160). Lediglich die klassischen genetischen Marker sowie die *HLA-A*-, *-C*- und *-DPB1*-Gene unterstützten diese Einteilung nicht. Darüber hinaus wurde getestet, ob die Clusterung auch die Einteilung in Kleingruppen weitestgehend stützt. Dies ist unter dem verwendeten Signifikanz-Niveau von  $\alpha = 0,050$  für alle Datensätze bis auf die klassischen genetischen Marker der Fall (Tab. 7, S. 166).

Die größte Veränderung in der geographischen Verteilung der mit Hilfe des *Complete Linkage*-Verfahrens identifizierten Cluster (vgl. Abb. 20, S. 156), zeigt sich für die klassischen genetischen Marker (Abb. 20a). Während anhand der originalen Daten die untersuchten Stichproben zu lediglich zwei Gruppen zusammengefaßt wurden (vgl. Abb. 11a), wurden für die selektionsbereinigten Marker insgesamt vier Cluster als optimal erachtet. Dabei wurde nun ein Großteil der melanesischen Entitäten mit denen der Inseln Südost-Asiens geclustert. Eine starke Assoziation zu dieser Gruppierung zeigen zudem die Stichproben des östlichen Mikronesiens. Polynesien, für welches im originalen Datensatz durch die Zugehörigkeit zu ISEA eine starke asiatische Prägung erkennbar war, bildet nun ein eigenständiges Cluster. Die restlichen Stichproben (West- und Zentral-)Mikronesiens sowie Neuguineas bilden (geographisch gesehen) ein Misch-Cluster aus den verbliebenen beiden Cluster-Gruppen, wobei sich diese geographisch nicht klar voneinander trennen lassen. Im Hauptkomponenten- sowie *Admixture*-Plot (vgl. i in Abb. 21b – c, S. 158 – 159) ergeben sich im Vergleich zu den auf den originalen autosomalen Daten basierenden Darstellungen (vgl. i in Abb. 12b – c, S. 76 – 77) nur wenige Veränderungen. Hier fällt lediglich auf, daß nun die mikronesischen Entitäten verstärkte Affinitäten zu den Stichproben Melanesiens aufweisen. Ansonsten läßt sich – besonders anhand der *Admixture*-Plots – erkennen, daß zwischen Polynesiern und den Einwohnern der Inseln Südost-Asiens immer noch eine enge Beziehung besteht (vgl. ähnliche Werte der Vertreter beider Gruppen entlang der ersten Achse im Hauptkomponenten-Plot). Ebenso wie anhand der originalen Daten zeigt sich aber gleichzeitig auch die enge Vergesellschaftung der papuanischen und melanesischen



Entitäten miteinander, die im Hauptkomponenten-Plot nur schwer voneinander trennbar sind. Diese Schlußfolgerungen läßt auch der aus den selektionsbereinigten Daten abgeleitete *Neighbor-Joining*-Baum (Abb. 22a, S. 164) zu, der eine ähnliche Topologie wie der auf den originalen Daten geschätzte Graph (vgl. Abb. 14a, S. 88) aufweist. Generell muß daher für die betrachteten autosomalen Daten geschlußfolgert werden, daß die Entfernung des statistisch ermittelten Effekts der betrachteten Selektions-Faktoren aus dem originalen Datensatz dieselben inhaltlichen Schlußfolgerungen zur Populations-Struktur zulassen, wie der originale Datensatz selbst: Die Populationen Neuguineas und Melanesiens stellen sich als autosomal insgesamt relativ homogen dar. Sie lassen sich klar von den Bewohnern der westlich und östlich benachbarten Regionen (Inseln Südost-Asiens und Polynesien) abgrenzen. Die Polynesier zeigen stärkere Ähnlichkeiten mit den Einwohnern ISEAs als den Melanesiern in der direkten Nachbarschaft. Diese Strukturierung der pazifischen Populationen steht in perfektem Einklang mit den Vorhersagen nach dem *Express Train*-Modell (Diamond 1988), welches davon ausgeht, daß die Proto-Polynesier Einwanderer aus dem südostasiatischen Umfeld sind, welche im Laufe ihrer Migration entlang der Küste Neuguineas kaum genetische Einmischungen durch die in der Migrationsumgebung lebenden Papuaner erfahren haben. Die Einwohner Mikronesiens zeigen hingegen unterschiedliche Einflüsse: Während die Entitäten West-Mikronesiens stärkere Affinitäten zu den Populationen der Inseln Südost-Asiens mit geringen Einmischungen papuanischer Marker-Spektren (z. B. in Palau) aufweisen, lassen sich in den Ost-Mikronesiern kaum genetische Bindungen zu den Einwohnern ISEAs, dafür jedoch stärkere Affinitäten zu den papuanischen Entitäten nachweisen.

Die Ergebnisse der Diskriminations- und Ordinations-Verfahren auf den selektionsbereinigten kranio-metrischen Daten zeigen ebenso eine stärkere Verbindung der Polynesier zu den Insulanern Südost-Asiens (vgl. iv in Abb. 21c, S. 159). Die Zuordnung einiger geographisch klar polynesischer Individuen zu ISEA zeigt sich im *Admixture*-Plot der originalen Schädel-Dimensionen (iv in Abb. 12c, S. 77) hingegen noch nicht. Dies gilt zudem auch für die polynesischen Anteile innerhalb West-Mikronesiens sowie die verstärkte Affinität der Melanesier zu den Polynesiern. Diese Beobachtung könnte dem Umstand geschuldet sein, daß sich die entlang der ersten beiden Diskriminanz-Funktionen (basierend auf den nicht-bereinigten Daten, siehe iv in Abb. 12b) deutlicher voneinander distanzierten Cluster (Asien-ISEA, Neuguinea-Melanesien und Polynesien) nach Zugrundelegen der selektionsbereinigten kranio-metrischen Dimensionen (iv in Abb. 21b) deutlich überlappen. Ein solcher Effekt der Selektions-Bereinigung ist dabei durchaus erwartbar, da diese nicht nur die durch die potentiellen Selektions-Faktoren bedingte Variabilität innerhalb der Cluster erklärt, sondern auch die zwischen den Individuen selbst, die

– besonders in den geographischen Gruppen-Grenzen – quantitativ ganz ähnlichen Selektions-Wirkungen unterliegen. Obwohl sich nun in den Hauptkomponenten-Plots eine verstärkte Separierbarkeit der West-Neuguineaner von den übrigen Stellvertretern Neuguineas und Melanesiens zeigt, sind dennoch die starken genetischen Beziehungen zwischen den zuvor genannten Clustern erkennbar. Durch die Positionierung der polynesischen Entitäten innerhalb desselben Clusters wie die nach geographischen Kriterien definierten Kleingruppen Melanesiens innerhalb des *Neighbor Joining*-Baums (Abb. 22d, S. 165), wird nochmals die morphologische (kraniologische) Ähnlichkeit der Polynesier und Melanesier hervorgehoben. Diese starke Affinität könnte leicht mit den Schlußfolgerungen der *Slow Boat*-Theorie Oppenheimer & Richards (2001) in Einklang gebracht werden. Allerdings zeigen für den hier betrachteten Datensatz die Melanesier keine enge Verbindung zu den Neuguineanern, sondern sie bilden als Melanesien-Polynesien-Cluster die Nachbar-Gruppe zu den Stichproben der Inseln Südost-Asiens. Die Nähe zu diesem Cluster, die sich somit zwischen die Melanesier und Polynesier einerseits sowie die Neuguineaner andererseits schiebt, scheint eher auf eine *Express Train*-Besiedlung (Diamond 1988) als valideres Modell für die Kolonisierung *Remote Oceanias* hinzudeuten. Die Analyse der Dimensionen untersuchter pazifischer Schädel läßt damit, nach Bereinigung des geschätzten selektiven Einflusses, dieselben Schlußfolgerungen wie die nicht-bereinigten Daten zu und zeigt zudem über alle Verfahren hinweg nahezu identische Muster (vgl. beispielsweise Abb. 22d mit Abb. 14d, S. 89).

Wie für den originalen Datensatz, wurde anhand der selektionsbereinigten mtDNA-Daten im *Complete Linkage*-Verfahren eine optimale Cluster-Zahl von zwei identifiziert. In ihrer geographischen Verteilung unterscheiden sich die Ausdehnungen beider Cluster kaum (vgl. Abb. 20b, S. 156, mit Abb. 11b, S. 74): Von den Küsten des kontinentalen Südost-Asiens erstreckt sich bis nach Papua-Neuguinea hinein das eine Cluster (zu dem auch drei der fünf westmikronesischen Stichproben zählen), während die verbleibenden Regionen Neuguineas, die Inseln Melanesiens sowie Polynesien, die zweite Gruppe bilden. Diese Gruppierung spiegelt sich grob auch im Hauptkomponenten-Plot (ii in Abb. 21b, S. 158) wider, wo sich besonders die Stichproben des asiatischen Kontinents, der Inseln Südost-Asiens sowie Ost-Indonesiens entlang der dargestellten Achsen von den restlichen Punkten abheben. Obwohl die meisten der westmikronesischen Entitäten nach dem *Complete Linkage*-Ansatz zum Cluster mit den im vorherigen Satz genannten Gruppen geclustert wurden, stellt sich diese Gruppe in Abb. 20b als näher an den Stichproben des zweiten Clusters positioniert dar. Diese Beobachtung stimmt zudem mit der generellen Tendenz in der Auftragung der Werte der ersten beiden Diskriminanz-Funktionen des originalen mitochondrialen Datensatzes (vgl. ii in Abb. 12b, S. 76) über-

ein. Diese Schlußfolgerung trifft auch auf die allgemeinen Muster der *Admixture*-Plots für die originalen und selektionsbereinigten Marker-Frequenz-Spektren zu (ii in Abb. 21c und 12c). Die auffallendsten Unterschiede sind dabei die geringeren posterioren Wahrscheinlichkeiten der Zugehörigkeit zu Zentral-Neuguinea für einige zuvor als zentral-neuguineanisch klassifizierte melanesischen Entitäten. Aber auch die übergeordnete Clusterung der betrachteten Kleingruppen unterscheidet sich nicht zwischen den *Neighbor Joining*-Bäumen für die originalen (Abb. 14b, S. 88) und selektionsbereinigten Marker-Häufigkeiten (Abb. 22b, S. 164). Es zeigt sich hingegen erneut eine enge Vergesellschaftung der Polynesier mit den Melanesiern, und über diese mit den Einwohnern Neuguineas. Dieses Melanesien-Neuguinea-Polynesien-Cluster ist erst über das „Schwester-Taxon“, Mikronesien, sekundär mit den asiatisch beeinflussten Kleingruppen der Inseln Südost-Asiens (Indonesien, Philippinen, Taiwan) und Kontinental-Asiens verbunden. In der Gesamtheit der explorativ dargestellten Assoziationen zwischen den untersuchten Entitäten muß – wie bereits anhand der originalen mtDNA-Datensätze – geschlußfolgert werden, daß die mitochondriale Signatur besser durch das *Slow Boat*-Modell (Oppenheimer & Richards 2001) als durch die *Express Train*-Theorie erklärt werden kann.

Für die selektionsbereinigten Y-chromosomalen Daten haben sich – wie schon für die originalen Daten (vgl. Abb. 11c, S. 74) – erneut vier relevante Cluster im *Complete Linkage*-Ansatz ergeben (Abb. 20c, S. 156). Ihre geographischen Verteilungen unterscheiden sich jedoch signifikant: So ist das ehemalige Ost-Indonesien-Cluster, welches sich zuvor über die Inseln der Banda- und Timor-See (Umfeld der Molukken) erstreckte, nun verschwunden. Stattdessen findet sich eine kleine Ansammlung von Stichproben mit Zugehörigkeit zur selben Gruppe, in der Region der Süd-Philippinen. Die Region des ehemaligen Ost-Indonesien-Clusters wird nun hingegen durch Stichproben repräsentiert, welche mit den Polynesiern assoziiert sind. Infolge der sich durch die Selektions-Bereinigung verändernden genetischen Signatur der populationsspezifischen Daten hat sich auch das Muster stark verändert, welches sich im Vergleich der auf den originalen (iii in Abb. 12c) bzw. selektionsbereinigten Marker-Spektren (iii in Abb. 21c, S. 159) basierenden Hauptkomponenten-Plots ergeben. Trotz der strukturellen Veränderung ergeben sich nach beiden Graphen semantisch die selben Cluster-inhärenten Affinitäten zueinander: Die polynesischen Stichproben überlappen stark mit der Punktwolke Melanesiens und indizieren somit große genetische Ähnlichkeit beider Gruppen. Aufgrund der Nähe der melanesischen Entitäten zu denen Neuguineas, zeigt Polynesien (als Cluster) eine deutlich größere Nähe zu den Papuanern Neuguineas als zu den asiatisch beeinflussten Vertretern (Populationen der Küste Südost-Asiens und Einwohner der Inseln Südost-Asiens). Die Mitglieder der einzelnen neuguineanischen Cluster stellen sich im Hauptkomponenten-Plot anhand der

selektionsbereinigten Daten deutlich separierter voneinander dar, als für den originalen Datensatz. Zuletzt verrät die Nähe der einzigen Stichprobe Ost-Mikronesiens im dargestellten Koordinaten-System zu Polynesien eine starke Affinität, welche möglicherweise auf starken Y-chromosomal Genfluß zwischen den Bewohnern beider Regionen hinweist (vgl. Hanihara 1993, Pietrusewsky 1990). Im *Admixture*-Plot (iii in Abb. 21c, S. 159) zeigen sich jedoch keine besonderen Indizien für eine enge Beziehung der Ost-Mikronesier mit den Polynesiern. Im Vergleich zum identischen Plot für die originalen NRY-SNPs/Indels (vgl. iii in Abb. 12c) zeigt der erstellte Graph eine starke Homogenität der zu den verschiedenen Clustern gehörenden Stichproben. Dieser Befund, der lediglich durch geringe Affinitäten der Polynesier und Melanesier, einer zentralneuguineanischen Entität zu Melanesien sowie einer ISEA-Population zu Ost-Indonesien, Ausnahmen zeigt, läßt sich vermutlich leicht mit der besseren visuellen Separierbarkeit der durch das *Complete Linkage*-Verfahren gebildeten Gruppen im Hauptkomponenten-Plot erklären. Lediglich die Anordnung einiger Cluster übergeordneter Gruppen in den *Neighbor-Joining*-Bäumen unterscheidet sich für die originalen (Abb. 14c) von den selektionsbereinigten Y-chromosomal Daten (Abb. 22c, S. 165): Während sich für die originalen Daten die Polynesier stärker mit den Melanesiern und über sie mit den Papuanern Neuguineas vergesellschaftet darstellten, zeigt sich nun aufgrund der Selektions-Bereinigung zwar immer noch die Herausbildung eines Clusters zwischen Polynesien und Melanesien. Dieses Cluster ist jedoch topologisch enger mit den Einwohnern der Inseln Südost-Asiens als mit den Neuguineanern verbunden. Dies impliziert also eine engere Vergesellschaftung der Polynesier (und Insel-Melanesier) mit den Asien-nahen Einwohnern des westlichen Pazifiks, und damit eine geringere genetische Distanz dieser Gruppen als zwischen den papuanischen Neuguineanern und den Melanesiern bzw. Polynesiern. Konträr zu dem auf den originalen Datensätzen beruhenden *Neighbor-Joining*-Graph stellt der auf Basis der selektionsbereinigten Daten berechnete Baum das einzige Indiz dafür dar, daß die betrachteten Selektions-Faktoren einen starken Einfluß auf die beobachtbaren biologischen Signaturen des Untersuchungsgebiets genommen haben könnten. Ob dies wirklich der Fall ist, könnte vermutlich nur durch aDNA-Analyse in entsprechend hoher zeitlicher Auflösung und ausreichender Stichprobengröße empirisch auf molekularer Ebene nachgewiesen werden. Denn auch eine fehlerhafte Schätzung der Stärke der einzelnen Selektions-Faktoren könnte zu einer fehlerhaften Bereinigung der Daten geführt haben. Unter dieser Betrachtung muß jedoch nun auch – gegensätzlich zu den Interpretationen der originalen Datensätze – für die bereinigten Y-chromosomal Daten der Schluß gezogen werden, daß die Daten-Grundlage besser mit einer Besiedlung *Remote Oceanias* nach dem

*Express Train*- als nach dem *Slow Boat*-Modell in Einklang zu bringen ist.

Wie die Analyse der Wirkung möglicher selektiv beeinflussender Faktoren auf die Häufigkeiten einzelner Polymorphismen innerhalb weltweit verteilter Stichproben zeigte, können potentiell einige dieser Selektions-Faktoren mit der Verteilung und Abundanz der betrachteten Marker in Verbindung gebracht werden. Ob Selektion dabei wirklich ursächlich für die Herausbildung der untersuchten globalen Marker-Spektren war, läßt sich allein anhand der beobachteten regressiven Zusammenhänge nicht sagen, da Korrelationen dieser Art keinen Beweis für Kausalitäten darstellen und solche bestenfalls im Rahmen temporär hochauflösender Studien alter DNA unter zeitgleicher Kenntnis der zu den verschiedenen Zeitpunkten wirkenden Selektions-Drücke eruiert werden kann (vgl. Diskussion am Ende des vorherigen Absatzes). Zweifelsohne hat die Korrektur des mittels multipler linearer Regression ermittelten potentiellen Selektions-Einflusses auf einzelne Marker zu leicht veränderten biologischen Marker-Spektren und damit mikroevolutiven Signaturen (und Affinitäten zwischen einzelnen Stichproben- bzw. Individuen-Gruppen) geführt. Mit Ausnahme der Topologie des Y-chromosomal Daten-satzes nahmen diese veränderten Signaturen jedoch keinen Einfluß auf die generelle Schlußfolgerung hinsichtlich der Besiedlungs- und postkolonialen Migrations-Dynamik. Der selektive Einfluß auf die Marker-Spektren muß daher wahrscheinlich als relativ gering angesehen werden und scheint nicht im Stande gewesen zu sein, die beobachtbaren Unterschiede (und damit Schlußfolgerungen) zwischen den Datensätzen hinreichend erklären zu können. Auch die anfängliche Befürchtung, daß die Schätzung des Selektions-Einflusses mit exklusiven *In Sample*-Daten des Untersuchungsgebiets zu einer Verfälschung der kranio-metrischen Daten hätte führen können, hat sich nicht bewahrheitet. Andererseits hätte mit hoher Wahrscheinlichkeit eine größere Abweichung der (scheinbaren) Signaturen der selektionsbereinigten kranio-metrischen Dimensionen von den originalen Daten erkennbar sein müssen.

#### 4.2 EINFLUSS MULTIPLER ADMIXTURE-EREIGNISSE

Im Rahmen der Untersuchung zur möglichen Erklärung der beobachtbaren widersprüchlichen Signaturen einzelner genetischer Datensätze durch multiple *Admixture*-Ereignisse, wurde zunächst mit acht stellvertretenden süd-pazifischen Populationen gearbeitet. Die Topologien der mit Hilfe ihrer Marker-Spektren generierten *Neighbor Joining*-Bäume wurden schließlich dazu verwendet, um durch Permutation der Graphen und Hinzufügen von bis zu vier *Admixture*-Kanten an allen möglichen Positionen in den so erhaltenen Bäumen, eine Graphen-Menge zu bilden. An dieser wurde dann durch Optimierung der *Admixture*-

Parameter (Anteile ancestraler Populationen, die zur Genese einer rezenten oder anderen ancestralen Population beigetragen haben) und Astlängen versucht, die theoretischen  $f_4$ -Statistiken an die empirisch beobachteten  $f$ -Statistiken anzupassen. Die Güte dieser Optimierung konnte schließlich durch einen Vergleich der theoretischen  $f_4$ - mit den 95 %-Konfidenz-Intervallen der empirisch geschätzten  $f_4$ -Statistiken eruiert werden. Im Falle der Identifikation multipler *Admixture*-Baum-Topologien mit über alle Parameter nicht-signifikanten Unterschieden zwischen theoretischen und empirischen Schätzern, sollte der zyklische *Admixture*-Graph gewählt werden, welcher die kleinste Summe der Fehler über alle drei genetischen Datensätze aufwies. Leider ist es für die acht pazifischen Repräsentanten nicht geglückt, eine Topologie zu identifizieren, für welche die theoretisch angepassten Statistiken innerhalb der empirisch geschätzten 95 %-Konfidenz-Intervalle über alle Datensätze hinweg vorlagen. Daher wurde in einem finalen Schritt die Anzahl der rezenten Stellvertreter-Populationen auf sechs reduziert und für diese sechs OTUs alle denkbaren dichotom verzweigten Graphen mit zusätzlich bis zu vier *Admixture*-Ereignissen (an allen denkbaren Kanten der Bäume) generiert und die Plausibilität dieser großen Zahl möglicher Modelle für die Populations-Historie des Süd-Pazifiks durch Anpassung der theoretischen Parameter an die empirisch Ermittelten überprüft.

Auf diese Weise konnten unter den mehr als 200 Millionen denkbaren *Admixture*-Topologien insgesamt 23 identifiziert werden, welche nach den oben genannten Kriterien als plausibel erschienen. Der nach Maßgabe der kleinsten Summe der Differenzen zwischen theoretischen und empirisch geschätzten  $f_4$ -Statistiken als optimal identifizierte Baum, wurde in Abb. 23 (S. 168) dargestellt. Die terminalen Knoten (beschriftete Ellipsen) dieses Baums repräsentieren dabei die rezenten Populationen, mit deren Marker-Häufigkeits-Spektren die Parameter des Graphen geschätzt wurden. Wird der in Abb. 23 dargestellte Baum als Modell für die Besiedlungs-Historie des Süd-Pazifiks verstanden, die mit dem schwarzen Pfeil am oberen Ende der Abbildung beginnt, so scheint die Topologie eine Kolonisierungs-Abfolge widerzuspiegeln, wie sie im Konsens der *Slow Boat*- (Oppenheimer & Richards 2001) und *Express Train*-Modelle (Diamond 1988) beschreibbar ist:

Die Besiedlung beginnt dabei mit der Ankunft der frühen Asiaten (potentiell entlang der Süd-Küste des asiatischen Kontinents einwandernde *Out of Africa*-Migranten; Macaulay et al. 2005) im heute kontinentalen Teil Südost-Asiens (vgl. kurzer schwarzer Pfeil an der Wurzel in Abb. 23). Die Nachkommen dieser Kolonisten wanderten zunächst einerseits in das Gebiet der heutigen Philippinen, andererseits jedoch in das Gebiet Süd-Chinas ein, wo aus ihnen die rezenten Bewohner dieser Regionen mit typisch südostasiatischen Charakteristika hervorgingen (vgl. Lipson et al. 2018). Die Nachkommens-Linien und -Migrationen dieser frühen Philippiner und Süd-Chinesen mit

typisch asiatischen Marker-Varianten wurden dabei in der Abbildung in blauer Farbe dargestellt, um eine entsprechende Korrespondenz mit den im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendeten blauen Farbtönen für asiatisch-geprägte Populationen und roten Farben für papuanische Entitäten zu gewährleisten. In der Interpretation des gezeigten *Admixture*-Baums, sind die rezenten Taiwanesen aus einer Durchmischung von proto-chinesischen sowie proto-philippinischen Migranten hervorgegangen. Trotz der geographischen Nähe Taiwans zur Süd-Küste Chinas und den Philippinen, welche in den rezenten Populationen durch große genetische Ähnlichkeiten beider Populationen zueinander erkennbar ist (Hudjashov et al. 2017, Mörseburg et al. 2016), zeigen mehrere Studien anderer Autoren (z. B. Ko et al. 2014, Lipson et al. 2014, Skoglund et al. 2016, etc.), daß Taiwan wahrscheinlich ausschließlich von Süd-China aus besiedelt wurde.

Zusätzlich zu den (auch rezent noch) austronesisch-sprachigen Einwohnern der Inseln Südost-Asiens, gelangte eine Gruppe der ankommenden *Out of Africa*-Migranten nach Neuguinea. Aus ihr sind nach der rekonstruierten Phylogenie die Papuaner (Menschen mit papuanischer Kultur, Sprache und papua-charakteristischen Marker-Varianten) hervorgegangen (vgl. rote Kanten im Baum; Lipson et al. 2014). Die Kolonisten *Remote Oceanias*, welche die melanesischen Fidschi- und polynesischen Cook-Inseln erstbesiedelten, scheinen – nach Maßgabe der identifizierten optimalen Topologie – von einer Gruppe südchinesisch-beeinflußter Proto-Taiwanesen und papuanischer (neuguineanischer) Einwanderer hervorgegangen zu sein (Lila-Töne; möglicherweise mit der Lapita-Kultur assoziierte Menschen). Der Grund, weshalb die rezenten Fidschi-Insulaner in einigen Charakteren (im Vergleich zu den Polynesiern) mehr papuanische als austronesische Eigenschaften vereinen, scheint eine zusätzliche sekundäre Einwanderung papuanischer Menschen nach Melanesien gewesen zu sein (vgl. rosa Mischfarbe).

Aufgrund unterschiedlicher Migrations-Bereitschaften männlicher und weiblicher Individuen, können die auf Grundlage maternaler (mtDNA) und paternalen (Y-DNA) genetischer Marker geschätzten *Admixture*-Anteile (vgl. die Parameter  $\alpha$ ,  $\beta$  und  $\varepsilon$  an den Kanten im Graph von Abb. 23, S. 168) freilich signifikant voneinander abweichen. Da die Durchmischung zweier Menschen-Gruppen jedoch stets zu einer 50 %igen Weitergabe der Autosomen beider Migranten-Ethnien führt (und die möglicherweise in unterschiedlicher Anzahl an dem *Admixture* beteiligten Männer und Frauen so auch immer ihre – zumindest unter Annahme von Panmixie in den Herkunfts-Populationen – gemeinsamen autosomalen Charakteristika weitergeben), sind Beiträge zum Genom der *admixten* Populationen erwartbar, die für die autosomalen Schätzer stets zwischen den mitochondrial und Y-chromosomal geschätzten *Admixture*-Parametern liegen. Auf diese Weise läßt sich zusätzlich die Qualität des abgeleiteten *Admixture*-Baums validieren. Ein Vergleich der für die drei Datensätze geschätzten *Admixture*-Parameter

(Tab. 8, S. 169) zeigt jedoch, daß diese Erwartung zumindest für die Durchmischung der Proto-Chinesen und -Philippiner, die zur Begründung der taiwanesischen Ethnien geführt hat, nicht zutrifft (Parameter  $\alpha$ ). (Auch für die anderen 22 denkbaren *Admixture*-Topologien zeigen sich stets ähnliche Widersprüche.) Hier wurde ein um den Faktor 3,5 kleinerer *Admixture*-Anteil auf Grundlage der autosomalen Daten ( $\alpha_{\text{autosomal}} = 0,233$ ) als für die mitochondrialen ( $\alpha_{\text{mtDNA}} = 0,801$ ) oder Y-chromosomalen Daten ( $\alpha_{\text{Y-DNA}} = 0,996$ ) geschätzt. Die autosomalen Schätzer für die Parameter  $\beta$  und  $\varepsilon$  entsprechen jedoch der theoretischen Erwartung. Dieser Befund läßt zumindest Zweifel darüber aufkommen, ob großflächige *Admixture*-Ereignisse (nach der Methode von Reich et al. 2009 und Patterson et al. 2012 geschätzt) tatsächlich im Stande sind, den Dissens hinsichtlich der Besiedlungs-Dynamik *Remote Oceanias* aufzuklären.

Die *Admixture*-Parameter ( $\beta$  und  $1 - \beta$ ), welche für die vermeintlichen Erstbesiedler des melanesisch-polynesischen Teils *Remote Oceanias* geschätzt wurden, und welche somit potentiell die einwandernden Lapita-Menschen darstellen, indizieren sowohl autosomal als auch mitochondrial einen sehr hohen Anteil austronesischer Beiträge ( $1 - \beta_{\text{autosomal}} = 0,901$  vs.  $1 - \beta_{\text{mtDNA}} = 0,992$ ) und dementsprechend nur einen äußerst geringen Anteil papuanischer Gründer. Auch mit Hilfe der Y-chromosomalen Daten wurde ein hoher Beitrag der Austronesier ( $1 - \beta = 0,877$ ) und nur ein geringer Anteil der Papuaner ( $\beta = 0,123$ ) zum Genom der betrachteten Proto-Polynesier geschätzt – dieser ist jedoch kleiner als der autosomal und mitochondrial geschätzte Anteil. Die Ungleichverteilung der geschätzten *Admixture*-Beiträge der Austronesier und Papuaner implizieren also, daß an der Initial-Besiedlung *Remote Oceanias* fast ausschließlich Frauen mit austronesischen Marker-Varianten und Männer mit etwas mehr papuanischen Einmischungen beteiligt waren. Solch geringe Beiträge papuanischer Siedler (in Neuguinea sowie initial auch auf den west- und zentralsalomonischen Inseln) zu den kollektiven Teilgenomen der Proto-Polynesier, steht in perfekter Übereinstimmung mit den Erwartungen des *Express Train*-Modells nach Diamond 1988. Die Einwanderung von *Express Train*-Migranten mit nahezu exklusiv austronesischen Marker-Frequenz-Spektren wurde bereits mehrfach in jüngerer Zeit durch Analysen alter DNA (früher Melanesier und Polynesier, z. T. aus Lapita-assoziierten Knochen) indiziert (vgl. Lipson et al. 2018, Posth et al. 2018, Skoglund et al. 2016). Auch die Annahme eines späteren, zusätzlichen *Admixtures* zwischen Nachfahren der ersten Siedler *Remote Oceanias* und papuanisch-geprägten *Near Oceaniern*, welche zu einer Erhöhung des Anteils papuanisch-stämmiger Marker innerhalb Melanesiens führte, wurde bereits von Lipson et al. (2018) formuliert. Die Autoren schätzten dabei, daß diese zusätzliche genetische Durchmischung mit den Papuanern (wahrscheinlich aus



dem Bismarck-Archipel) bereits kurz nach der Initial-Besiedlung der weitestgehend asiatischen Migranten geschah.

Das von Reich et al. (2009) vorgeschlagene Verfahren zur Identifikation von *Admixture*-Ereignissen sowie seine Weiterentwicklungen (vgl. Patterson et al. 2012, Pickrell & Pritchard 2012) fanden bereits in zahlreichen Untersuchungen zur humanen Besiedlungsgeschichte und Mikroevolution Anwendung (z. B. Brace et al. 2019, Fernandes et al. 2020, Jinam et al. 2017, Reich et al. 2011, etc.). Die Testung von *Admixture*-Statistiken (z. B. zum Zweck der Generierung zyklischer Graphen) nach der angewandten Methodik sollte somit keine konzeptionellen Fehler mehr in sich bergen und so – unter gegebenen Rahmenbedingungen – die (multiple) Historie des Süd-Pazifiks hinreichend vollständig erklären können. Die Güte der als optimal identifizierten Topologien hängt jedoch im Rahmen der vorliegenden Arbeit im Wesentlichen von der Schätzung der Effekte potentiell selektiv wirkender Faktoren sowie die Entfernung ihres Einflusses auf die untersuchten Polymorphismen ab (Selektions-Neutralität wird für die verwendeten Marker von den o. a. Autoren vorausgesetzt). Daß der als optimal inferierte *Admixture*-Graph eine hinsichtlich der bislang bekannten Besiedlungs-Abfolge kongruente Lösung fand, mag als Indiz für die Funktionalität des Verfahrens gewertet werden, auch wenn die fehlerhafte Schätzung eines *Admixture*-Parameters (auf Grundlage der autosomalen Daten) sowie die Tatsache, daß erst eine Reduktion der betrachteten Stellvertreter-Populationen von acht auf sechs eine Lösung für die empirischen Statistiken aller Teil-Datensätze lieferte, Anlaß zur kritischen Skepsis geben. Leider finden sich in der Literatur Rekonstruktionen von *Admixture*-Bäumen nach Reichs *f*-Statistiken lediglich auf Grundlage genomweiter (also autosomaler) SNP-Daten. Eine Rekonstruktion von *Admixture*-Bäumen auf Grundlage von Markern verschiedener Teilgenome fehlt bislang (nicht nur innerhalb des Untersuchungs-Gebiets). Damit ist leider keine Diskussion darüber möglich, ob andere Autoren auf Grundlage der Signatur ihrer untersuchten Teilgenome vereinheitlichtbare Phylogenien gefunden haben.

#### 4.3 WIRKUNG VON SEX-BIASED ADMIXTURE

Das letzte Kapitel im Rahmen des zweiten Teils der vorliegenden Arbeit beschäftigte sich mit der Frage, ob eine Präferenz der austronesischen oder papuanischen Frauen für eine Verpaarung mit Männern der anderen Gruppe (*Sex-biased Admixture*) zu einer solchen Ungleichverteilung der haploiden, Geschlechts-spezifischen Marker hätte seit Beginn der austronesischen Expansion führen können, wie sie heute im Untersuchungsgebiet beobachtbar ist. Hierfür wurde ein gleichungsbasiertes Modell entwickelt, welches – ausgehend von einer initialen Verteilung austronesischer und papuanischer Charakteristika und mit Hilfe mehrerer Parameter (neben einem *Sex-biased*

*Admixture*-Koeffizienten, syn. Verpaarungs-Ungleichgewicht, gehörten hierzu die asiatische sowie papuanische Migrationsrate als auch der Unterschied in der Nachkommenzahl bei Verpaarungen für die Frauen beider Gruppen) – die heutige Verteilung dieser Charakteristika schätzte. Auf diese Weise konnte eruiert werden, unter welchen Kombinationen der Parameter-Werte die heutige genetische Landschaft hervorgegangen sein könnte. Anstatt die Verteilung des vollständigen Marker-Spektrums zu modellieren, wurden lediglich die Anteile asiatischer Marker (syn. *Asian Ancestry*) innerhalb der betrachteten Deme simuliert. Um weiterhin zu testen, welches der beiden konträren Modelle, die sich im Hinblick auf die Besiedlung *Remote Oceanias* und ihre Dynamik (im Kontext des anthropologischen Diskurses) etabliert haben, wurden die Parameter des gleichungsbasierten Modells jeweils für eine *Slow Boat*-Besiedlung *Remote Oceanias* sowie für drei Varianten des *Express Train*-Modells emuliert. Unter einer Vielzahl von Runs konnten so die Parameter-Werte (sowie ihre Verteilungen) geschätzt werden, welche unter den gegebenen Randbedingungen zu einer bestmöglichen Wiedergabe der heutigen Verteilung der *Asian Ancestries* führten. Auf diese Weise konnten neben dem Effekt der einzelnen populationsgenetischen Modell-Parameter gleichzeitig die Plausibilität der Besiedlung *Remote Oceanias* unter den unterschiedlichen Szenarien getestet werden.

#### 4.3.1 *Migrations-Verhalten indigener, rezenter Polynesier*

Aufgrund der Befunde aus dem ersten Teil der vorliegenden Arbeit (vgl. „Schlußfolgerungen“, S. 113), welche die Wirkung von Distanz-vermittelter Isolation (*isolation by distance*) implizieren, sollten im Rahmen der gleichungsbasierten Modellierungen die Anteile asiatischer bzw. papuanischer Migranten, die in jeder Generation zu den erreichbaren Lokalitäten migrieren, nach der geodätischen Distanz gewichtet werden. Die Wirkung Distanz-bedingter Isolation kann jedoch durch eine Vielzahl unterschiedlicher mathematischer Zusammenhänge (z. B. linear, exponentiell, logarithmisch, etc.) zwischen der Migrations-Distanz selbst und dem Anteil migrierender Individuen hervorgerufen werden (vgl. van Strien et al. 2015). Aus diesem Grund wurde versucht, Rückschlüsse über die Form dieses Zusammenhangs mit Hilfe beobachteter Kanufahrten indigener Polynesier ohne europäische Hilfsmittel zu schätzen. Der sich dabei ergebende Zusammenhang ist in Abb. 24b (S. 170) dargestellt. Die Verteilung der bei diesen indigenen polynesischen Kanufahrten zurückgelegten geodätischen Distanzen läßt sich gut durch eine Beta-Verteilung beschreiben.

Dadurch wird indiziert, daß – zumindest für moderne Polynesier – Seefahrten (und damit Migrationen) über kurze geographische Distanzen gegenüber Reisen über weite Strecken (im Datensatz wurde eine maximal zurückgelegte Distanz von mehr als 10000 km beobachtet)

stark bevorzugt werden. Solche Verteilungen, die nach van Strien et al. (2015) auch darauf hindeuten können, daß ab einer bestimmten zurückzulegenden Distanz gar keine Migrationen mehr erfolgen, wurden in der Vergangenheit bereits mehrfach für unterschiedliche menschliche sowie tierische Populationen beobachtet (z. B. Hardy & Vekemans 1999, Relethford 2004, Sokal & Wartenberg 1983, Wan et al. 2018, etc.). Aus diesem Grund wurde darauf vertraut, daß der wie ein exponentieller Verfall anmutende Zusammenhang zwischen Migrations-Wahrscheinlichkeit und zurückgelegter Migrations-Distanz nicht nur innerhalb Polynesiens, sondern auch innerhalb des gesamten süd-pazifischen Untersuchungsgebiets seit Beginn der Kolonisierung gültig war.

#### 4.3.2 Verteilung asiatischer Marker-Varianten im Untersuchungsgebiet

Die innerhalb der betrachteten Deme vorfindbaren Anteile asiatischer Polymorphismen wurden nach einer von Chakraborty et al. (1992) gegebenen Formel aus den empirischen Marker-Häufigkeits-Spektren (im Vergleich zu denen einer austronesischen und papuanischen Stellvertreter-Population) als *Asian Ancestries* geschätzt (siehe „Schätzung des Anteils asiatischer Marker-Varianten (*Asian Ancestry*)“, S. 138). Die geographische Verteilung der so beobachteten *Asian Ancestries* ist in den Abb. 25a – d (S. 176 – 179) jeweils der geschätzten Verteilung unter den betrachteten Modellen für die besten Parameter-Werte gegenübergestellt. Während sich anhand der autosomalen sowie mitochondrialen Daten lediglich ein geographisch eng auf die Region Papua-Neuguineas begrenztes Gebiet mit sehr niedrigem Anteil asiatischer (austronesisch-spezifischer) Marker-Varianten (und damit hohem Anteil papuanischer Marker-Spektren) findet, ist die Streuung um dieses scheinbare papuanische Kerngebiet herum nach den Y-chromosomalen Schätzern deutlich erhöht, so daß auch in den mit Neuguinea benachbarten Siedlungsgebieten (Inseln Südost-Asiens, Melanesien, Mikronesien und Polynesien) noch verhältnismäßig große Anteile papuanisch-stämmiger Marker-Varianten vorfindbar sind. Dieser Anteil wird jedoch mit zunehmender Entfernung zu Papua-Neuguinea in der Tendenz geringer (und damit werden die Werte der *Asian Ancestry* größer).

Dieser Befund steht im Einklang mit den innerhalb Polynesiens vorfindbaren größeren papuanischen als austronesischen Y-chromosomalen Marker-Anteilen, während die in rezenten polynesischen Populationen vorfindbaren mitochondrialen Haplogruppen fast ausschließlich auf einen asiatischen Ursprung der Polynesier verweisen (vgl. „Anteile asiatischer und papuanischer Haplogruppen innerhalb *Remote Oceanias*“, S. 92, und Untersuchungsergebnisse von Kayser et al. 2006). Der Gradient, der dabei von Neuguinea ausgehend in Richtung der ostpolynesischen Inseln verläuft, dem folgend die Anteile asiatischer

Marker-Varianten zunehmend größer werden, könnte – zusammen mit den nahezu rein asiatisch-stämmigen autosomalen und mtDNA-Markern Polynesiens – ein Indiz dafür sein, daß *Remote Oceania* initial von weitestgehend rein austronesischen Individuen kolonisiert wurde. Dies würde zudem bedeuten, daß genetische papuanische Komponenten erst nach der asiatisch geprägten Initial-Besiedlung durch sekundäre Migration aus Neuguinea selbst oder den papuanischen Regionen der in *Near Oceania* liegenden Salomonen nach *Remote Oceania* hinein gebracht wurden, so wie dies beispielsweise von Posth et al. (2018) oder Skoglund et al. (2016) postuliert wurde. Die geographische Verteilung der *Asian Ancestries* liefert somit – neben dem Großteil der konventionellen Analysen auf den verschiedenen Datensätzen selbst sowie den Betrachtungen potentiell großflächiger Genfluß-Ereignisse (*Admixtures*) im Rahmen der vorliegenden Arbeit – ein weiteres Indiz dafür, daß Diamonds (1988) *Express Train*-Theorie ein besseres Modell zur Beschreibung der Besiedlung der südpazifischen Inseln zu sein vermag, als Oppenheimer & Richards (2001) *Slow Boat*-These. Die unterschiedliche Verteilung der basierend auf den geschlechtsspezifischen Markern (mtDNA und Y-DNA) geschätzten *Asian Ancestries*, die sich besonders in den peripheren Regionen des Untersuchungsgebiets, insbesondere in Polynesien sowie den Demen der Inseln Südost-Asiens zeigen, könnte auf den Einfluß unterschiedlicher Geschlechter-spezifischer Dynamiken während der Kolonisierung des Süd-Pazifiks hindeuten. Solche Geschlechter-spezifischen Dynamiken könnten beispielsweise das Vorliegen von *Sex-biased Admixture*, so wie es im Rahmen des zweiten Teils der vorliegenden Arbeit (hier) betrachtet wird, oder aber Inselgruppen- bzw. Archipel-spezifische Unterschiede in den Migrationsraten von Frauen und Männern (siehe „Differenz Geschlechts-spezifischer Migrationsraten und Residenz-Verhalten“ des dritten Teils dieser Arbeit, S. 249) sein. Die Wirkung beider Prozesse auf die Besiedlungs-Dynamik Ozeaniens wurde in der Vergangenheit bereits gelegentlich vermutet (z. B. von Hage & Marck 2003, Jordan et al. 2009, Kayser et al. 2008a, Lansing et al. 2011).

Zusätzlich wurden die – auf Grundlage der im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendeten autosomalen und mitochondrialen Daten geschätzten – *Asian Ancestries* mit den auf genomweiten (autosomalen) sowie X-chromosomalen SNPs von Vallée et al. (2016) widergegebenen homologen Maßen mittels Korrelations-Analysen verglichen. Die dabei erhaltenen signifikanten Korrelationen mit hohen positiven Koeffizienten (0,803 vs. 0,904) indizieren einen starken positiven Zusammenhang der Signaturen der hier verwendeten Daten mit den höherauflösenden Datensätzen. Dieses Ergebnis zeigt, daß trotz der Verwendung genetisch geringauflösender Daten ähnliche Anteile asiatischer bzw. papuanischer Marker-Varianten in den verglichenen homologen Populationen und somit vergleichbare genetische Signaturen identifiziert werden konnten, wie durch hochauflösende und damit vermeintlich

besser für populationsgenetische Analysen geeignete Daten. Daraus scheint zudem ersichtlich, daß die im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendeten Daten durch sorgfältige Auswahl und Aufbereitung von hoher Güte sind.

#### 4.3.3 Ergebnisse der Modell-Läufe

Im Rahmen eines durch das *Simulated Annealing*-Verfahren motivierten Optimierungs-Prozesses wurden die vier Modell-Parameter (die asiatische Migrationsrate, papuanische Migrationsrate, Fekunditäts-Differenz und das *Sex-biased Admixture*) für jedes der vier Modelle (ein *Slow Boat*- und drei verschiedene *Express Train*-Modell-Varianten) durch Anpassung der Modellierungs-Ergebnisse an die empirisch (für die drei genetischen Datensätze) geschätzten *Asian Ancestry*-Verteilungen optimiert. Die mit Hilfe des gleichungsbasierten Modells unter den als optimal identifizierten Parameter-Werten erhaltenen theoretischen Verteilungen der *Asian Ancestries* wurden für die drei verwendeten genetischen Datensätze in den Abb. 25a – d (S. 176 – 179) jeweils den empirischen Schätzwerten gegenübergestellt.

Bereits rein visuell zeigte sich, daß die Modellierungs-Ergebnisse des *Slow Boat*-Modells die beobachteten *Asian Ancestries* (innerhalb Neuguineas) deutlich überschätzen, so daß damit für den mitochondrialen Datensatz gar keine papuanische Komponente mehr innerhalb Neuguineas erkennbar ist (vgl. Abb. 25a). Für die drei *Express Train*-Modelle, insbesondere für die Varianten 2 und 3 (Kolonisierung der Deme *Remote Oceanias* durch sich nicht mit den papuanischen Nachbarn innerhalb des Bismarck-Archipels vermischten Nachfahren der asiatischen Einwanderer, bzw. mit einer zusätzlichen frühen *Express Train*-Migration nach West-Neuguinea), ist hingegen noch eine Region mit leicht überwiegend papuanischen Marker-Varianten (geringen *Asian Ancestry*-Werten) erkennbar. Zwischen den Simulations-Ergebnissen der letztgenannten *Express Train*-Varianten, sind rein visuell hingegen keine Unterschiede erkennbar (vgl. Abb. 25c und 25d). Die explorative Beurteilung der vier optimalen Modellierungs-Ergebnisse spiegelt sich auch in der Quantifizierung des Anteils der durch die Modelle erklärten Gesamt-Varianz ( $R^2$ -Werte) wider. Sie ist – über die drei verwendeten Datensätze gemittelt – für das *Slow Boat*-Modell (SBT; exklusive Ausbreitung asiatischer Marker-Varianten über benachbarte Deme; Diffusions-Migration) am geringsten, steigert sich für das erste *Express Train*-Modell (ETM<sub>1</sub>; wie SBT, jedoch mit einer zusätzlichen *Express Train*-Migration aus den Inseln Südost-Asiens ins Bismarck-Archipel) und ist am größten für die zuvor beschriebenen *Express Train*-Modelle (ETM<sub>2</sub> und ETM<sub>3</sub>). Tatsächlich sind die optimierten Ergebnisse des ETM<sub>3</sub> nur in der Lage für die mitochondrialen Schätzer einen äußerst geringfügig größeren Anteil der *Asian Ancestry*-Gesamt-Variabilität innerhalb des Untersuchungsgebiets zu erklären, welcher

sich in einer Steigerung um eine Ziffer in der dritten Nachkommastelle des Determinations-Koeffizienten ausdrückt. Nach Maßgabe dieser Befunde scheinen also die *Express Train*-Modelle ETM2 und ETM3 die rezente Verteilung asiatischer Marker-Polymorphismen innerhalb des Süd-Pazifiks am besten (und damit besser als eine alleinige Ausbreitung austronesischer Marker-Varianten über benachbarte Deme, wie sie im *Slow Boat*-Modell beschrieben wird) beschreiben zu können. Da trotz der gesteigerten Komplexität des ETM3 im Vergleich zum ETM2 nur eine äußerst geringfügige zusätzliche Aufklärung der Gesamt-Varianz einhergeht, wird nach dem Parsimonie-Prinzip (syn. *Occam's razor*; Gross 2019) davon ausgegangen, daß mit ETM2 bereits ein hinreichend gutes Modell zur Abbildung der Realität gefunden wurde.

Aber selbst die optimalen Parameter-Werte unter dem zweiten *Express Train*-Modell (Initial-Besiedlung *Remote Oceanias* durch weitestgehend *unadmixte* Austronesier, deren Vorfahren nur wenige Generationen zuvor im Bismarck-Archipel ankamen) zeigen mit  $R^2_{\text{autosomal}} = 0,347$ ,  $R^2_{\text{mtDNA}} = 0,453$  sowie  $R^2_{Y\text{-DNA}} = 0,400$  nur mäßige (mittlere) Determinations-Koeffizienten. Der somit relativ große Anteil nicht erklärter Varianz der *Asian Ancestries* könnte darauf hinweisen, daß noch weitere, nicht berücksichtigte Faktoren eine Rolle bei der Ausbildung der heutigen genetischen Landschaft des Süd-Pazifiks spielten. Diese Vermutung kann anhand der hier durchgeführten Studie nicht widerlegt werden. Allerdings ist bei der Interpretation der zuvor genannten Statistiken zu bedenken, daß die durchgeführten Modellierungen strikten Restriktionen und Prämissen unterlagen. Beispielsweise wurden Anteile der emulierten Deme des Untersuchungsgebiets als entweder asiatisch (austronesisch) oder papuanisch klassifiziert und ihnen entsprechend dieser Klassifizierung sich unterscheidende populationsgenetische Charakteristika (Migrationsraten, Fekunditäts-Differenzen, Ethnien-spezifische Bevorzugung des anderen Geschlechts bei der Partnerwahl) zugewiesen. Denkbar ist jedoch, daß in der Realität keine Unterscheidung in Individuen mit diskret voneinander trennbaren Eigenschaften vorliegt, sondern sich vielmehr eine kontinuierliche Skala der betrachteten Parameter (z. B. entsprechend des Anteils asiatisch- bzw. papuanisch-stämmiger Marker-Varianten) präsentiert. Darüber hinaus werden sich *in vivo* vermutlich auch regionale Variationen in der Quantität dieser populationsgenetischen Parameter herausbilden. Zuletzt könnten aber auch abweichende Randbedingungen (angenommene anfängliche geographische Verteilung rein asiatischer bzw. rein papuanischer Deme) oder nicht mitberücksichtigte zusätzliche Migrations-Barrieren (z. B. an den Küsten oder im gebirgigen Hochland Neuguineas) dazu geführt haben, daß die *Asian Ancestries* in einigen geographischen Regionen des Untersuchungsgebiets über- oder unterschätzt wurden. Der Einbezug einiger dieser potentiell vernachlässigten Randbedingungen und Faktoren würde

vermutlich zu einer weiteren Steigerung der  $R^2$ -Werte der Modelle zur Besiedlungs-Abfolge des Süd-Pazifiks führen. Von der Umsetzung dieser Optimierungs-Möglichkeiten, die zu deutlich komplexeren mathematischen Modellen geführt hätten, wurde aus Zeitgründen (durch den gesteigerten Programmier-Aufwand) jedoch abgesehen.

Neben dem Anteil der Varianz, den die Modelle an der beobachtbaren Gesamt-Varianz der *Asian Ancestries* zu erklären im Stande sind, liefert auch die Analyse der Modell-Residuen einen wichtigen Beitrag zur Identifikation geeigneter Modelle. So zeigten beispielsweise nicht-parametrische Ansari-Bradley-Tests, daß sich trotz der z. T. erheblichen Unterschiede der Werte der Determinations-Koeffizienten, die Dispersion der Residuen der einzelnen Modelle (über alle Datensätze gepoolt) nicht signifikant voneinander unterscheiden. Demnach ist auch keine statistisch abgesicherte Aussage hinsichtlich der besseren Modell-Güte allein auf Grundlage der zuvor diskutierten  $R^2$ -Werte sinnvoll. Allerdings zeigte eine Analyse der zentralen Tendenz der Modell-Residuen unter Anwendung des Wilcoxon-Rangsummen-Tests, daß der Median der Residuen für das *Slow Boat*-Modell signifikant von 0 abweicht ( $p_{\text{SBT}} = 0,013$ ), die Mediane der *Express Train*-Modelle jedoch nicht. Da sich für die Residuen des *Slow Boat*-Modells ein negativer Median ergab, deutet dies darauf hin, daß die *Asian Ancestries* nach diesem Modell über die Datensätze hinweg im Mittel systematisch unterschätzt wurden. Das *Slow Boat*-Modell ist damit nicht im Stande, erwartungstreue Schätzer des Anteils asiatisch-stämmiger Marker im Untersuchungsgebiet zu schätzen und disqualifiziert sich somit als plausibles Erklärungs-Modell für die Besiedlung *Remote Oceanias*. Damit implizieren auch die Ergebnisse der Modell-Läufe (neben den bereits früher im Rahmen dieser Arbeit erwähnten Schlußfolgerungen), daß ein *Express Train*-Modell, so wie es von Diamond 1988 eingeführt wurde, besser im Stande zu sein scheint, die heutige Verteilung genetischer Marker-Varianten im Süd-Pazifik zu erklären, als Oppenheimer & Richards (2001) *Slow Boat*-Modell.

Die als optimal identifizierten Werte der Modell-Parameter sind für die betrachteten vier *Slow Boat*- und *Express Train*-Modelle in Tab. 9 (S. 173) wiedergegeben. Ihre Quantitäten unterscheiden sich zwischen den verbliebenen *Express Train*-Szenarien kaum. Auch anhand der aus den posterioren Parameter-Verteilungen geschätzten 95 %-Konfidenz-Intervalle läßt sich für diese vier Parameter kein signifikanter Unterschied inferieren. Auf Grundlage der geringfügig negativen Werte für die Fekunditäts-Differenz (jeweils  $-0,001$ ) läßt sich tendenziell folgern, daß die Nachkommenzahl papuanischer Frauen geringfügig größer als die austronesischer Frauen ist. Dieser Unterschied ist jedoch nicht signifikant verschieden von 0. Signifikant von 0 verschiedene Werte ergaben sich (nach Maßgabe der 95 %-Konfidenz-Intervalle) mit  $M_{\text{ETM}_1} = 0,008$ ,  $M_{\text{ETM}_2} = 0,009$  und  $M_{\text{ETM}_3} = 0,009$  hingegen für das Verpaarungs-Ungleichgewicht (*Sex-biased Admixture*). Dieser gerin-

ge Unterschied in der Verpaarungs-Präferenz asiatischer Frauen mit papuanischen Männern scheint bereits zu genügen, um eine so starke Ungleich-Verteilung mitochondrialer und Y-chromosomaler *Asian Ancestries* im Untersuchungsgebiet hervorzurufen, wie sie im Rahmen der vorliegenden Arbeit oder von Kayser et al. (2006) beobachtet wurde. Eine ebensolche Verstärkung der Fortpflanzung zwischen asiatisch-geprägten Frauen und genetisch gesehen papuanischen Männern (im Gegensatz zu einer Steigerung der Fortpflanzungsrate zwischen papuanischen Frauen und asiatischen Männern) fanden auch Vallée et al. (2016) in ihrer Agenten-basierten Simulation der austronesischen Expansion innerhalb *Near Oceanias*.

Ein Vergleich der geschätzten asiatischen und papuanischen Migrationsrate zeigt, daß (unabhängig vom Typ des Modells) die papuanische Migrationsrate stets annähernd doppelt so groß als die asiatische geschätzt wurde. Für die einzelnen (SBT- und ETM-)Modelle zeigen sich diese Migrationsraten dabei als einerseits signifikant von 0 verschiedene Werte, unterscheiden sich andererseits aber auch signifikant voneinander. Die nach dem *Slow Boat*-Modell als optimal geschätzte Migrationsrate für papuanische Dem-Anteile erwies sich mit einem Wert von 0,941, welcher die Emigration von 94,1 % aller Papuaner aus einem Dem in jeder Generation impliziert, als sehr hoch und wenig realitätsgetreu. Dieser enorm hohe Wert, welcher (zusammen mit den anderen Parametrisierungen) unter allen betrachteten Modellen nur im Stande ist, den geringsten Anteil an der Gesamt-Variabilität der *Asian Ancestries* zu erklären, trägt zusätzlich dazu bei, die *Slow Boat*-Theorie als wenig adäquates Abbild der realen Besiedlungs-Geschichte des südpazifischen Untersuchungsgebiets zu betrachten. Die aber auch für die drei *Express Train*-Modelle geschätzten größeren papuanischen als asiatischen Migrationsraten stellten ein zunächst unerwartetes Ergebnis dar, da im Rahmen zahlreicher früherer Arbeiten davon ausgegangen wurde, daß die Mobilität (und damit Migrations-Bereitschaft) der frühen Austronesier aufgrund agrikultureller Innovationen (und damit einhergehender größerer Erträge bei verhältnismäßig geringem Aufwand), erweiterter nautischer Kenntnisse und navigatorischer Erfahrungen größer als die der Papuaner war (vgl. Bell et al. 2015, Vallée 2016, Xu et al. 2012). Daß bei real möglicherweise größeren asiatischen Migrationsraten (der nach *Remote Oceania* einwandernden Austronesier) dennoch im Modell größere papuanische Migrationsraten geschätzt wurden, läßt sich jedoch durch die Implementierung des Modells leicht erklären: Innerhalb einzelner Deme können sich nur dann asiatische Marker-Varianten durchsetzen (so wie dies bei der austronesischen Expansion erwartet wird), wenn gleichzeitig papuanische Entitäten innerhalb der Deme Platz für die Austronesier schaffen. Dies ist jedoch nur durch Emigration der Träger papuanischer Marker-Varianten möglich. Größere papuanische als asiatische Migrationsraten führen in der informatischen Umsetzung des Modells



also dazu, daß papuanische Polymorphismen schnell durch Migration in die benachbarten Deme gelangen, wo sie aufgrund der Prämisse der Demogrößen-Konstanz (bzw. dem gleichförmigen Anwachsen der Tragfähigkeit aller Deme) gegebenenfalls nicht im Stande sind, an die nächste Generation vererbt zu werden. Die annähernd doppelt so großen papuanischen als asiatischen Migrationsraten lassen sich somit semantisch als Zeichen der Dominanz der asiatisch-geprägten Austronesier gegenüber den neuguineanischen Papuanern interpretieren (verstärkte Verdrängung der Papuaner durch asiatische Immigranten).

Die in Abb. 26 (S. 182) für einige ausgewählte Deme dargestellte temporäre Variabilität der *Asian Ancestries* läßt – nach Maßgabe der als optimal identifizierten Parameter-Werte für das die Realität am plausibelsten darstellende, zweite *Express Train*-Modell – gut die durch den niedrigen, aber signifikant von 0 verschiedenen Wert des Verpaarungs-Ungleichgewichts hervorgerufene zeitliche Divergenz der autosomalen, mitochondrialen sowie Y-chromosomalen Anteile asiatischer Marker-Varianten erkennen. Aufgrund des positiven Parameter-Wertes zeigen die NRY-Marker die geringsten und die mtDNA-Polymorphismen die größten Anteile asiatisch-stämmiger Varianten. Die in den Zeitreihen als erratisch erscheinenden Veränderungen der *Asian Ancestries* lassen sich gut durch eine Beeinflussung durch neu besiedelte, benachbarte Deme mit stärker abweichender Dem-Zusammensetzung erklären. Mit Hilfe der auf der rechten Seite von Abb. 26b dargestellten Verläufe für drei Lokalitäten *Remote Oceanias*, läßt sich zudem gut die durch die Modellierung des ETM2 vermittelte Dynamik sowie die daraus resultierende genetische Zusammensetzung der *Remote Oceanier* allgemein ersehen: Nach diesem Modell, welches nach Maßgabe der vorherigen Diskussionen die Realität am wahrscheinlichsten wiedergibt, ist ersichtlich, daß die dargestellten Deme *Remote Oceanias* initial von einer Gruppe von *Express Train*-Migranten (und ihren Nachfahren) kolonisiert wurde, welche nur geringfügige papuanische Marker-Anteile in die neu besiedelte Region brachte. Kurz nach der Besiedlung der zuvor noch unbesetzten melanesischen Deme scheint im Zuge einer unverzüglich nachfolgenden Migration papuanischer Individuen (Neuguineas, des Bismarck-Archipels oder der papuanischen West- bzw. Zentral-Salomonen) ein zusätzlicher Anteil papuanischer Marker-Varianten in die entsprechenden Populationen gelangt zu sein. Dieser Nachschub papuanischer Migranten reichte aber nicht bis nach Polynesien und wurde auch innerhalb der melanesischen Deme (Santa Cruz-Inseln und Vanuatu) schon bald – vermutlich durch Rück-Migrationen austronesischer Individuen Süd-Melanesiens – kompensiert. Erst im Laufe der Zeit gelangten langsam (vermutlich durch asiatisch-papuanisch-gemischte Migranten) papuanisch-stämmige Marker-Varianten bis nach Polynesien. Diese Schlußfolgerungen aus dem gleichungsbaasierten Modell hinsichtlich der Besiedlung des Süd-Pazifiks (*Express*

*Train*-Migration einer Gruppe aus ISEA stammender, nahezu genetisch rein asiatischer Austronesier ins Bismarck-Archipel, deren direkte Nachfahren die Inseln *Remote Oceanias* bis nach Samoa und Tonga hin besiedelten) stehen im Einklang mit den aDNA-Analysen von Posth et al. (2018) und Skoglund et al. (2016), welche in den frühen, nahezu reine asiatische Merkmale repräsentierenden Siedlern *Remote Oceanias* (Menschen der Lapita-Kultur) einen Genfluß papuanisch-stämmiger Marker-Varianten kurz nach der Kolonisierung feststellen konnten. Die Erkenntnisse aus den gleichungsbasierten Modellierungen stehen somit – auch was die Unterschiedlichkeit der frühen Polynesier mit den initialen Lapita-Kolonisten betrifft – im Einklang mit Schlußfolgerungen aus mehreren, modernen, molekularbiologischen Arbeiten: Die modernen Polynesier könnten sich somit aus den Lapita-Menschen, welche den ersten Schritt in der Besiedlung *Remote Oceanias* vollbrachten, entwickelt haben, nachdem deren Genom durch zusätzlichen papuanischen Genfluß weiter hybridisiert worden war. So scheint auch die große Abundanz des innerhalb des Bismarck-Archipels oder der Salomonen entstandenen Polynesischen Motivs (Friedlaender et al. 2007, Soares et al. 2011) in den frühen und rezenten Polynesiern (Hagelberg & Clegg 1993, Kayser et al. 2006) gut erklärbar zu sein, welches bereits in den frühen Lapita-Siedlern Melanesiens und West-Polynesiens häufig vertreten war (vgl. Posth et al. 2018).

#### 4.3.4 Kreuzvalidierung

Um die Qualität der Schätzung posteriorer Parameter-Verteilungen für die gleichungsbasierten Modelle nach dem verwendeten Optimierungs-Verfahren und der approximativen Bayes-Schätzung zu überprüfen, erfolgte im Rahmen von Kreuzvalidierungen die Parameter-Schätzung für bekannte (als wahr angenommene) Parameter-Werte. Der dabei erhaltene Zusammenhang zwischen diesen wahren und geschätzten Parameter-Ausprägungen ist in Abb. 27b (S. 185) dargestellt. Ein nichtparametrischer Bootstrap-Test zeigt, daß diese Zusammenhänge gut durch eine Regression mit der Steigung 1,000 approximiert werden können. Dies zeigt, daß die implementierten Optimierungs- und Schätz-Verfahren im Stande sind, die wahren Parameter-Werte unter den gegebenen Randbedingungen und Restriktionen des gleichungsbasierten Modells vorherzusagen. Sofern die getroffenen Modell-Prämissen also gute Approximationen der Realität darstellen, ist die programmierte R-Implementierung ein geeignetes Werkzeug zur Ableitung der numerischen populationsgenetischen Parameter von Interesse.

## 4.4 SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die im Rahmen des zweiten Teils der vorliegenden Arbeit untersuchten Einflüsse diverser potentieller Selektions-Faktoren auf die Marker-Varianten einzelner Entitäten des Untersuchungsgebiets zeigte, daß Selektion – trotz der relativ kurzen Zeitspanne seit Beginn der austronesischen Expansion nach *Remote Oceania* (und somit der Besiedlung der noch nicht kolonisierten pazifischen Inseln) – einen Einfluß auf die Marker-Häufigkeits-Spektren der Ozeanier gehabt haben könnten. Insgesamt zeigte sich dabei jedoch, daß diese selektiven Effekte allein nicht stark genug gewesen sein konnten, um die heute beobachtbaren Divergenzen zu erklären, die sich in den untersuchten Datensätzen erkennen lassen.

Eine wahrscheinlichere Erklärung für die Entstehung dieser Widersprüche könnten wenige singuläre Genflüsse (*Admixture*-Ereignisse) dargestellt haben, die dafür große Populations-Anteile betrafen. So weisen die Ergebnisse der hier durchgeführten Analysen darauf hin, daß die Inseln *Remote Oceanias* – zumindest die Melanesiens und Polynesiens – von den Nachfahren der ersten asiatisch-stämmigen Siedler in diesem Gebiet kolonisiert wurden, die sich erst nach ihrer Ausbreitung über das frühere Lapita-Siedlungsgebiet sekundär mit Papuanern *Near Oceanias* durchmischten. Die Nachkommen dieser hybriden Menschen-Gruppe haben sich schließlich vollständig über die Inselgruppen und Archipele Melanesiens und Polynesiens ausgebreitet, wobei die Vorfahren der Polynesier wohl weniger papuanische Einmischungen aufwiesen. Dieser Befund stützt zum einen die Gültigkeit der *Express Train*-Theorie und deutet zum anderen darauf hin, daß die mit der Lapita-Kultur assoziierten Menschen einen großen Beitrag zum Genom der rezenten austronesisch-sprachigen Einwohner des melanesischen und polynesischen Siedlungsgebiets genommen haben könnten. Nach den geschätzten *Admixture*-Parametern, welche die Anteile paternaler ancestraler Populationen an späteren Hybrid-Populationen wiedergeben, scheinen unterschiedlich große Anteile weiblicher und männlicher Individuen an den Genfluß-Ereignissen der einzelnen parentalen Menschengruppen beteiligt gewesen zu sein, was die heute – besonders in Polynesien – beobachtbare Ungleichverteilung austronesisch- und papuanisch-stämmiger Marker zu erklären scheint. Trotz der Plausibilität (in Übereinstimmung mit den vorherigen hier präsentierten Untersuchungsergebnissen und den Befunden früherer Arbeiten), sollten die aus der Analyse der *Admixture*-Ereignisse gezogenen Rückschlüsse über die Populations-Historie *Remote Oceanias* kritisch betrachtet werden, da einige der dabei geschätzten Parameter nicht den Methodik-inhärenten Erwartungen entsprach und eine *Admixture*-Phylogenie mit zusätzlichen rezenten operationalen Populationen nicht zu einer zufriedenstellenden Lösung gelangte.

Durch die Optimierung der vier Parameter der gleichungsbasierten Modelle zeigte sich erneut, daß das *Express Train*-Modell (nach Maßgabe der im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Daten und der daraus geschätzten Statistiken) eine realitätsgetreuere Blaupause der historischen Realität zu sein scheint, als die konkurrierende *Slow Boat*-Theorie. Die Ergebnisse und die aus ihnen gezogenen Schlußfolgerungen unterstützen dabei – trotz unterschiedlicher verwendeter Techniken – in bemerkenswerter Weise eine inhaltlich identische Variante der *Express Train*-Theorie, wie sie aus der *Admixture*-Baum-Analyse (vgl. vorheriger Absatz) geschlossen wurde. Danach wurde *Remote Oceania* initial von (Nachfahren) einer Gruppe von Siedlern mit weitestgehend rezent-asiatischen Merkmalen (möglicherweise Lapita-Menschen) kolonisiert. Erst späterer Nachfluß papuanischer Gene aus den neuguineanisch-beeinflußten Siedlungsgebieten *Near Oceanias* (Papua-Neuguinea, Bismarck-Archipel, Salomonen) verringerte die *Asian Ancestry* dieser Proto-Polynesier. Aufgrund der nach dem Optimierungs-Kriterium geschätzten wahrscheinlichsten populationsgenetischen Parameter (unterschiedliche Migrationsraten und -Fekunditäten, *Sex-biased Admixture*) und der Geographie der besiedelten geographischen Regionen, gelangte nur ein geringerer Anteil charakteristischer papuanischer Marker nach Polynesien als in die rezenten Populationen Melanesiens. Dabei wurden zudem Indizien dafür gefunden, daß die asiatisch geprägten *Express Train*-Migranten dominanter gegenüber den Papuanern waren und deren Siedlungsgebiet somit weiter zurückdrängten. Ein Grund hierfür könnte in den besseren nautischen und navigatorischen Kenntnissen der einwandernden Asiaten, besseren landwirtschaftlichen Techniken, die zu mehr Ertrag und damit zu einem schnelleren Populations-Wachstum führten, oder aktiver Verdrängung (z. B. durch gewaltsame Konflikte) zu suchen sein. Archäologische Indizien für kriegerische Auseinandersetzungen (oder pathologische Spuren von Gewalteinwirkung an Knochen von Lapita-Menschen) gibt es hingegen nicht – es lassen sich bestenfalls Indizien solcher Konflikte in die umfangreichen mündlichen Überlieferungen der Polynesier (z. B. Nicholas 1892) hineininterpretieren. Insgesamt scheint die widersprüchliche Signatur (besonders mitochondrialer und Y-chromosomaler Marker) durch die Wirkung eines Verpaarungs-Ungleichgewichts (*Sex-biased Admixture*) hinreichend erklärbar. Insgesamt konnte allerdings nur ein mittlerer Anteil an der beobachteten Gesamt-Variabilität der Anteile asiatischer Marker-Varianten innerhalb des Untersuchungsgebiets erklärt werden. Mögliche Gründe dafür könnten in den Verallgemeinerungen und Restriktionen der implementierten Modelle zu suchen sein, welche die Realität wahrscheinlich nur eingeschränkt wiedergeben können. Dennoch leistet die gleichungsbasierte Modellierung einen großen Beitrag zur Aufklärung der Effekte, welche die beobachtbaren diskrepanten Daten-Signaturen hervorgerufen haben könnten.

### Teil III

## ANALYSE DER BIOLOGISCHEN DIVERSITÄT

Ähnlich wie für die zuvor identifizierte widersprüchliche Verteilung austronesischer und papuanischer Marker-Varianten in den untersuchten Teilgenomen, zeigten sich auch in der geographischen Verteilung der autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Diversitäten unterschiedliche Muster. Wie eine Modellierung der Diversitäts-Entwicklung zeigte, lassen sich diese widersprüchlichen Verteilungen gut durch Insel- und Geschlechts-spezifische Migrationsraten-Unterschiede erklären. Ursächlich für diese Unterschiede könnten die auf den verschiedenen Inseln des Untersuchungsgebiets vorherrschenden soziodemographischen Residenz-Normen sein, für die sich ein signifikanter Zusammenhang mit der maternal-paternalen Emigrationsraten-Differenz nachweisen ließ.



## EINFÜHRUNG

Im Kontext der Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln im Jahr 1900 (Kottler 1979) entwickelte Sewall Wright eine Reihe populationsgenetischer Prinzipien, die noch heute größtenteils gültig sind und zur Anwendung kommen. Darunter befindet sich beispielsweise seine Entdeckung, daß der Anteil an diploiden Individuen innerhalb einer Population, die an einem Genort heterozygot sind, unter Panmixie und ohne das Einwirken weiterer (mikroevolutiver) Faktoren aufgrund von Zufallsprozessen (genetischer Drift) mit einer Rate von  $\frac{1}{2N_e}$  abnimmt. ( $N_e$  bezeichnet dabei die effektive Populationsgröße und somit die absolute Anzahl an Individuen, die tatsächlich zum Erhalt einer Population beitragen; vgl. Wright 1921a – e, 1931.) Dieser Anteil an Individuen, die für einen bestimmten Locus heterozygot sind, also (für diploide Individuen wie den Menschen) zwei sich in ihrem Zustand unterscheidende Merkmalsträger aufweisen, wird als die beobachtete Heterozygotität bezeichnet. Eine theoretische Erweiterung des Konzepts der beobachteten Heterozygotität, welche nur durch die Untersuchung der Marker-Varianten an einem Genort und nicht aus der Häufigkeit dieser Varianten allein innerhalb einer Population bestimmt werden kann, stellt die erwartete Heterozygotität dar, die sich nach Nei (1973) als

$$H = 1 - \sum_{i=1}^k p_i^2$$

ergibt. Sie, die erwartete Heterozygotität, stellt einen Schätzer für den Anteil an heterozygoten Individuen innerhalb einer Kohorte dar, der für eine ideale Hardy-Weinberg-Population (Panmixie einer Gruppe unendlich vieler Individuen unter Abwesenheit von genetischer Drift, Genfluß, Isolation, Mutation und Selektion) mit den gegebenen Marker-Häufigkeiten,  $p_i$ , erwartbar ist. Die Heterozygotität wird demnach also lediglich aus der quadrierten wahren Häufigkeit einer Marker-Variante  $i$  innerhalb einer Population,  $p_i^2$ , welche den geschätzten Anteil homozygoter Genotypen in der betrachteten Population angibt, über alle  $k$  Marker-Varianten eines Locus addiert und das Ergebnis von 1 subtrahiert. In einer probabilistischen Interpretation stellt die Heterozygotität somit die Wahrscheinlichkeit dar, beim zufälligen Ziehen von zwei homologen Genorten aus einer Population zwei identische Marker-Varianten (z. B. Allele oder in einer Erweiterung des Genort-Begriffs auch Haplotypen oder SNPs und Indels) zu erhalten. In dieser probabilistischen Interpretation ist die Heterozygotität als Maß für die genetische Diversität einer Population auch auf

haploide Genome (z. B. das Mitochondriom oder das Y-Chromosom) anwendbar.

Einerseits kann ein Vergleich der beobachteten mit der erwarteten Heterozygotität einer Population Aufschluß über Prozesse geben, welche eine Abweichung der Heterozygotität einer realen von der idealen Hardy-Weinberg-Population bewirken (vgl. Sharma et al. 2016, Xu et al. 2019). Andererseits kann aber auch ein Abgleich der erwarteten Heterozygotität einer bestimmten Population (oder Gruppe beprobter Entitäten) mit den Heterozygotitäten benachbarter Repräsentanten Aufschluß über die relative Stärke wirkender populationsgenetischer Prozesse geben. Beispielsweise können Genfluß-Ereignisse (in Folge von Migrationen) sowie damit einhergehende Durchmischungen von Populationen (*Admixtures*) die Heterozygotität (und damit die genetische Diversität) einer Population erhöhen (Byard et al. 1983, Wang et al. 2008b). Boca et al. (2019) konnten mit Hilfe mathematischer Deduktionen und durch Simulations-Experimente zeigen, daß die Heterozygotität einer *admixten* Population mit hoher Wahrscheinlichkeit größer als die Intrapopulations-Diversitäten (Heterozygotitäten) der zu dieser Hybridisierung beitragenden Parental-Populationen ist. Nur mit geringer Wahrscheinlichkeit ist die Heterozygotität einer Population nach einem Genfluß- oder *Admixture*-Ereignis geringer, wobei als unterer Grenzwert stets die kleinste Intrapopulations-Diversität der beitragenden Parental-Gruppen fungiert. Aber auch in Entitäten mit stark anwachsender (effektiver) Populationsgröße kann es zu einem Anstieg der Heterozygotität kommen, da hier die Diversität-reduzierenden Effekte der genetischen Drift geringer werden und somit der relative Einfluß von Mutation, welche neue Marker-Varianten innerhalb der Population erzeugt und so zu einer Steigerung der Diversität führen kann, zunimmt (Chakraborty & Nei 1977, Nei et al 1975).

Eine verringerte Intrapopulations-Heterozygotität einer Entität im Vergleich zu den umliegenden Populationen kann hingegen beispielsweise durch frühere Gründer-Effekte oder genetische Flaschenhälse, welche in der mikroevolutiven Entwicklungsgeschichte einer Population eine Rolle spielten, bewirkt werden. Beide Ereignisse (Gründer-Effekte und genetische Flaschenhälse) gehen mit einer starken Reduktion der effektiven Populationsgröße einher, so daß hier die (gegebenenfalls über mehrere Generationen) wirkende genetische Drift zahlreiche Marker-Varianten aus der Population entfernen (und so die Diversität stark herabsetzen) kann (Chakraborty & Nei 1977, Nei et al 1975). Auf globaler Ebene konnte – entsprechend dieses Prinzips – beispielsweise gezeigt werden, daß die Intrapopulations-Heterozygotitäten, welche in afrikanischen Populationen für viele Marker weltweit am höchsten sind, mit zunehmender Anzahl an durchlaufenen seriellen Gründer-Effekten im Zuge der Besiedlung der Erde durch den modernen Menschen abnehmen (z. B. Deshpande et al. 2009, Ramachandran et al. 2005). Daraus ergibt sich tendenziell eine Sortie-



rung von Intrapopulations-Heterozygositäten, die mit zunehmender Migrations-Distanz zum angenommenen afrikanischen Ursprung der Menschheit hin abnehmen. Aber auch Inzucht und ein damit einhergehender hoher Grad an Konsanguinität der Individuen (Steigerung des Inzucht-Koeffizienten,  $F_{IS}$ ; Wright 1922, 1965) innerhalb einer Population kann eine Reduktion von Intrapopulations-Diversitäten bewirken (Balloux et al. 2004).

Trotz dieser, seit vielen Jahrzehnten bekannten Zusammenhänge zwischen Heterozygositäten einzelner Populationen und dem Einfluß verschiedener (mikro)evolutiver Prozesse, sucht man Diskussionen zur Historie einzelner Populationen basierend auf ihrer rezenten Heterozygosität (und im Vergleich zu den Intrapopulations-Diversitäten benachbarter Entitäten) in der Literatur nahezu vergebens. Im Rahmen dieses, des dritten Teils der vorliegenden Arbeit, soll eine solche Interpretation erfolgen, wobei insgesamt drei verschiedene Untersuchungs-Ansätze verfolgt wurden: i) Wenn – wie im vorherigen Absatz erwähnt wurde – auf globaler Ebene die Abnahme der Intrapopulations-Diversitäten im Wesentlichen auf serielle Gründer-Effekte zurückzuführen ist, so scheint auch die Annahme plausibel, daß innerhalb des südpazifischen Untersuchungsgebiets dieselbe Dynamik des Verlusts an Heterozygosität anzutreffen ist, wie auf globaler Ebene. Finden sich hingegen signifikante Unterschiede zwischen kontinentalen, d. h. globalen, und pazifischen Populationen, so müssen diese anders erklärbar sein, z. B. durch eine erhöhte oder verminderte Anzahl an Gründer-Effekten, unterschiedliche effektive Gründer-Populationsgrößen, veränderten Genfluß zwischen den betrachteten Entitäten, etc.

ii) Eine visuell-komparative Analyse der autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Intrapopulations-Diversitäten innerhalb des Untersuchungsgebiets zeigte, daß diese geographisch unterschiedliche Muster ausbilden. Dieser Umstand mag sich als Indiz für unterschiedlich hohe Migrationsraten der Träger dieser (Teil-)Genome darstellen und dadurch sich zwischen einzelnen Populationen unterscheidende geschlechtsbezogene Migrationsraten implizieren. Ausgehend von den mit Hilfe von *Maximum Likelihood*-Verfahren inferierten ancestralen Marker-Spektren und den sich aus ihnen ergebenden ancestralen Diversitäten, wurden in einem gleichungsbasierten Modell für insgesamt 27 stellvertretende pazifische Populationen die asymmetrischen Migrationsraten und mittleren Mutationsraten bestimmt, welche zur kleinsten Abweichung der beobachteten und geschätzten Heterozygositäten führten. Ein Vergleich der geschätzten mitochondrialen und Y-chromosomalen Migrationsraten lieferte Hinweise darauf, daß die unterschiedlichen Migrationsraten im Wesentlichen durch unterschiedliches Residenz-Verhalten vermittelt worden sein könnten. Dieser Befund liefert erstmals weitergehende Indizien für die in der Vergangenheit von mehreren Forschern (z. B. Hage & Marck 2003, Kayser et al. 2006, 2008b, Kayser 2010, Lansing et al. 2011, Skoglund et

al. 2016) vermutete Beziehung zwischen dem Residenz-Verhalten und dem Auftreten der widersprüchlichen mtDNA- und Y-chromosomalen Signaturen.

iii) Ramachandran et al. (2005) haben gezeigt, daß die Abnahme der Marker-Diversität mit zunehmender Anzahl an Gründer-Effekten (diese ist mit der zurückgelegten Migrations-Distanz korreliert) abnimmt. Dies sollte theoretisch auch für Diversitäten ancestral informativer Marker (*ancestry informative marker*, AIM) gelten. Da – wie die Untersuchungsergebnisse der vorherigen Teile der vorliegenden Arbeit zeigten – insbesondere die mitochondrialen Marker *Remote Oceanias* starke Assoziationen mit den Asien-nahen Populationen des pazifischen Untersuchungsgebiets zeigten (z. B. hohe *Asian Ancestries*, vgl. Abb. 25, S. 176), könnte eine Korrelation zwischen pazifischen Migrations-Distanzen mit der Diversität asiatischer AIMs Aufschluß über potentielle finale Ausgangsorte der austronesischen Expansion geben. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden asiatische AIMs mit Hilfe eines Abgleichs der in einer beliebig gewählten Population vorhandenen Marker-Varianten identifiziert, welche gleichzeitig nicht in einer papuanischen Proxy-Population (eine Hochland-Population Papua-Neuguineas) vorlagen. Die Korrelation zwischen der Diversität der so identifizierten asiatischen AIMs und der vermeintlichen Migrations-Distanz, sollte – der Logik Ramachandrans und anderer Autoren (z. B. Balloux et al. 2006, Handley et al. 2007, Prugnolle et al. 2005a) folgend – für Kandidaten-Populationen potentieller Ausgangsorte der austronesischen Expansion tendenziell am stärksten negativ sein. Auf diese Weise läßt sich der geographische Ursprungsort der austronesischen Kulturen *Remote Oceanias* potentiell weiter eingrenzen.

## MATERIAL UND METHODEN

---

### 2.1 MATERIAL

#### 2.1.1 *Populations- und Individuen-spezifische Daten*

Im Rahmen dieses, des dritten, Teils der vorliegenden Arbeit kamen die originalen Datensätze (klassische genetische Marker, Häufigkeiten von HLA-Allelen, mitochondriale und Y-chromosomale SNP- sowie Indel-Häufigkeiten als auch die mit Hilfe des morphbaren Schädel-Modells geschätzten kranio-metrischen Werte) zum Einsatz. Zusätzlich wurden für die Untersuchung der beobachteten Diversitäten pazifischer Populationen im Kontext der *Out of Africa*-Migration erneut die zuvor diskutierten potentiellen Selektions-Faktoren (vgl. „Daten zu potentiellen Selektions-Faktoren“, S. 125) verwendet.

#### 2.1.2 *Topographie der Erdoberfläche*

Das zur Schätzung von Migrations-Distanzen genutzte Verfahren (vgl. „Schätzung von Migrations-Distanzen“, S. 221) identifiziert maximal parsimone Migrations-Routen mit Hilfe der Gelände-Topographie der Migrations-Umgebung. Hierfür wurden die Daten des *GLOBE*-Höhenmodells mit einer Auflösung von 30" (und damit im Mittel von ungefähr 1 km<sup>2</sup>) verwendet (Hastings & Dunbar 1998, Hastings et al. 1999, EQ12).

#### 2.1.3 *Angaben zum Residenz-Verhalten*

In früheren Arbeiten wurde häufig spekuliert, daß unterschiedliches Residenz-Verhalten der Einwohner verschiedener pazifischer Gesellschaften die Geschlechts-spezifische Fortpflanzungs-Präferenz (*Sex-biased Admixture*) hervorgerufen oder zumindest das mit ihr assoziierte Muster verstärkt haben könnte. Um zu überprüfen, ob in den im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendeten Daten Indizien für einen solchen Einfluß des Residenz-Verhaltens nachweisbar sind, wurden die aus der Verteilung maternaler (mitochondrialer) und paternalen (Y-chromosomaler) Diversitäten geschätzten Migrationsraten-Differenzen mit Angaben zum Residenz-Verhalten korreliert (siehe „Differenz Geschlechts-spezifischer Migrationsraten und Residenz-Verhalten“, S. 233). Hierzu wurden in der Fachliteratur nach Nennungen unterschiedlicher Residenz-Muster für insgesamt 26 pazifische Inseln und Inselgruppen gesucht. Dabei wurden Beschreibungen matrilo-

Tab. 11: Angaben zum Residenz-Verhalten

Gruppe	Residenz	Anzahl	Referenzen
Taiwan	0,500	8	Mabuchi (1960), Murdock (1967)
Philippinen	-0,188	16	Headland (1993), Jordan et al. (2009), LeBar (1975), Murdock (1967), Strouthes (1993a), Warren (1975)
Indonesien	0,065	31	Ave (1972), Barnes (1974), Beatty (1993), Bowen (1993a, 1993b), Fox (1972), Guerreiro (1993), Jaspan (1972), Jordan et al. (2009), Koentjaraningrat (1972), Lebar (1972a, 1972b), Morris (1993), Murdock (1967), Strouthes (1993b), Teljeur (1990)
West-Papua	0,750	4	Jordan et al. (2009), Murdock (1967)
Nord-Neuguinea	1,000	2	Murdock (1967)
Südost-Neuguinea	0,000	1	Murdock (1967)
PNG-Hochland	1,000	1	Kayser et al. (2003)
D'Entrecasteaux-Inseln	-0,333	3	Murdock (1967)
Bismarck-Archipel	0,500	4	Chowning (1991), Murdock (1967)
Salomonen	0,571	7	Jordan et al. (2009), Murdock (1967), Nachman (1991)
Vanuatu	0,333	3	Facey (1991), Murdock (1967)
Neukaledonien	0,000	2	Jordan et al. (2009), Murdock (1967)
Fidschi	0,000	2	Murdock (1967)
Samoa & Tonga (Großraum)	0,571	7	Murdock (1967)
Cook-Inseln	1,000	2	Murdock (1967)
Neuseeland	1,000	1	Murdock (1967)
Hawaii	0,000	1	Murdock (1967)
Marquesas	0,500	2	Murdock (1967)

Tab. 11: Angaben zum Residenz-Verhalten (Fortsetzung)

Gruppe	Residenz	Anzahl	Referenzen
Gesellschafts-Inseln	0,000	1	Murdock (1967)
Gambier-Inseln	1,000	1	Murdock (1967)
Tuamotu-Archipel	0,000	1	Murdock (1967)
Osterinsel	1,000	1	Murdock (1967)
Palau	-1,000	1	Murdock (1967)
Marianen	-1,000	1	Murdock (1967)
Kiribati	1,000	1	Murdock (1967)
Föderierte Staaten von Mikronesien	-0,286	7	Murdock (1967)

Überblick über die verwendeten Angaben zum Residenz-Verhalten pazifischer Gruppen. Neben der (geopolitisch) gewählten Gruppe ist die mittlere Residenz dargestellt, welche nach Codierung des Residenz-Verhaltens (siehe Haupttext) über alle gefundenen Angaben (Anzahl, Referenz) gemittelt wurde.

len Verhaltens als -1 und Nennungen patrilokalen Verhaltens als +1 codiert. Neolokalität, Ambilokalität und andere Formen des Residenz-Verhaltens wurden hingegen mit 0 codiert und letztlich für die Literaturbefunde einer Insel bzw. Inselgruppe der Mittelwert über die so codierten Werte berechnet. Dieser Mittelwert ist für die betrachteten geographischen Gruppen zusammen mit der Anzahl an gefundenen Nennungen sowie den verwendeten Publikationen in Tab. 11 angegeben.

## 2.2 METHODEN

### 2.2.1 Pazifische Diversität im Kontext der Out of Africa-Migration

#### 2.2.1.1 Theoretischer Hintergrund

Charles Darwin machte in seinem 1871 erschienen Buch, *The Descent of Man*, die Idee, daß der Mensch einen monophyletischen Ursprung hat, der in Afrika zu suchen sei, erstmals bekannt. Im Laufe der Zeit wurde diese Idee beispielsweise durch fossile *Homo sapiens*-Funde und ihre Datierung oder genetische Analysen weiter untermauert (z. B. Schlebusch et al. 2017, Stringer & Andrews 1988, Wallace et al. 1999), wodurch die zwischenzeitlich entstandene alternative Hypothese eines multiregionalen Ursprungs der Menschheit weitestgehend verdrängt wurde (Lahr 1994). Demnach herrscht heute großer Konsens darüber,

daß der moderne Mensch (*Homo sapiens*) von Afrika ausgehend die nicht-afrikanischen Siedlungsgebiete der Erde nach und nach kolonisierte (*Out of Africa*-Migration syn. *Recent African Origin*).

Die Rekonstruktion der Migrationswege, welche die frühen aus Afrika auswandernden Menschengruppen dabei nahmen, wurde zu einem wichtigen anthropologischen Forschungsgebiet, um die Ethnogenese der rezent auf den verschiedenen Kontinenten lebenden Populationen besser verstehen zu können. Im Zuge dieser Forschungen wurde bald die zu Tage tretende negative Korrelation zwischen geographischen Distanzen dieser Populationen nach Afrika und ihren Intrapopulations-Diversitäten offensichtlich. Ein solcher Zusammenhang zwischen größer werdenden geographischen Distanzen und abnehmenden Diversitäten (z. B. Heterozygositäten) oder genetischen Ähnlichkeiten (z. B. gemessen als  $F_{ST}$ -Werte; Wright 1949) wurde u. a. bereits durch die populationsgenetischen Theorien zur Distanzbasierten Isolation (*isolation by distance*, Malécot 1948) und zum *Stepping stone*-Modell (Kimura & Weiss 1964, Le Corre & Kremer 1998) postuliert, aber zunächst nur auf regionaler Ebene identifiziert (vgl. Jorde 1980, Morton 1973). Erst später erfolgte die Beschreibung eines solchen Zusammenhangs auch für global verteilte Populationen auf Grundlage klassischer genetischer Marker (Cavalli-Sforza et al. 1994), autosomaler Mikrosatelliten (Harpending & Rogers 2000) und kranio-metrischer Daten (Relethford 2001).

Während Cavalli-Sforza et al. (1994) zur Schätzung geographischer Distanzen noch die einfachen geodätischen Entfernungen zwischen Paaren untersuchter Populationen nutzten, wurden in späteren Arbeiten (z. B. Prugnolle et al. 2005b, Ramachandran et al. 2005) zunächst Wegpunkte determiniert, über welche Migrationswege definiert wurden, um so potentielle Migrationsbarrieren (Gebirge, große Seen, Meere) auszuschließen. Hierbei zeigte sich, daß die Diversität der dabei (sowie in zahlreichen späteren Untersuchungen, z. B. Balloux et al. 2009, Betti et al. 2008, Handley et al. 2007, Li et al. 2008, Liu et al. 2006, Manica et al. 2005, 2007, Schütz 2018, von Cramon-Taubadel & Lycett 2008, etc.) betrachteten Marker mit zunehmender Migrations-Distanz zu einem angenommenen afrikanischen Ursprungsort linear abnimmt. Aus der Linearität des Zusammenhangs wurde die Hypothese abgeleitet, daß serielle Gründer-Effekte, deren Anzahl  $k$  mit der seit dem Verlassen Afrikas zurückgelegten Migrations-Distanz korreliert ist, die globale Marker-Diversität humaner Populationen formten (Ramachandran et al. 2005). Obwohl nach Hartl & Clark (1997) die Intrapopulations-Diversität (z. B. geschätzt als Heterozygotität oder Gen-Diversität  $H$ ) mit jeder weiteren neuen Populationsgründung mit  $N_f$  Gründer-Individuen um den Faktor  $1 - \frac{1}{2N_f}$  abnimmt und die weltweite Heterozygotitäts-Verteilung damit theoretisch einer Potenz-Funktion der Form  $H = H_0 \times \left(1 - \frac{1}{2N_f}\right)^k$  folgen müßte, so läßt sich diese global dennoch gut durch die Geraden-Gleichung

$H = H_0 - \beta \times \text{Migrations-Distanz}$  approximieren (Ramachandran et al. 2005).

Prugnolle et al. (2005a) und Qutob et al. (2012) nutzten die globale Abnahme in der Diversität von *HLA*-Klasse I-Genen mit zunehmender Migrations-Distanz nach Afrika als Null-Modell, um den selektiven Einfluß von Pathogenen auf die Diversität der MHC-Klasse I-Komplexe zu schätzen. Aber erst wenige Jahre zuvor, 2007, diskutierten Handley et al. erstmals darüber, daß dieses globale Diversitäts-Muster auch dazu genutzt werden könnte, um für die Historien einzelner Populationen oder Gruppen von Populationen das Vorliegen nicht-neutraler Prozesse zu detektieren, welche Abweichungen vom globalen Diversitäts-Trend bewirkten.

#### 2.2.1.2 Vorgehen

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit sollte der lineare Zusammenhang zwischen Intrapopulations-Heterozygositäten und Migrations-Distanzen dazu genutzt werden, um Unterschiede in diesem Trend zwischen global verteilten Populationen und pazifischen Einwohnern zu identifizieren, welche sich in signifikanten Unterschieden der Steigungen der diese Trends beschreibenden Geraden manifestieren sollte. Da an dieser Stelle das Interesse eher an den die Migrations-Dynamik beeinflussenden Prozessen (im Vergleich zum globalen Trend veränderte Migrationsraten, unterschiedliche Gründer-Populationsgrößen, etc.) und weniger im selektiven Einfluß auf diese Prozesse liegt, erfolgte eine Erklärung der weltweit verteilten Intrapopulations-Diversitäten sowohl mit Hilfe geschätzter zurückgelegter Migrations-Distanzen als auch mit Hilfe der Hauptkomponenten-Werte der zuvor recherchierten potentiellen Selektions-Faktoren (klimatische Faktoren, geographische Höhenlage des Lebensumfelds der Populationen, *Pathogen Richness*; vgl. S. 125).

Für jeden der drei genetischen Datensätze (autosomal, mitochondrial, Y-chromosomal) der globalen (d. h. weltweit verteilten) Populationen wurden hierzu alle denkbaren linearen Modelle ohne Interaktions-Terme geschätzt und dabei die Intrapopulations-Diversität mit Hilfe der Migrations-Distanz und den potentiellen Selektions-Hauptkomponenten-Werten vorhergesagt. Unter den signifikanten Modellen, deren singuläre Parameter zusätzlich als signifikant verschieden von 0 identifiziert wurden, wurde das Modell als das plausibelste gewählt, welches den größten Anteil an der globalen Heterozygositäts-Verteilung erklärte. Zur Identifikation der signifikanten, multiplen linearen Regressions-Modelle wurde aufgrund der dabei betrachteten  $2^{11} = 2048$  möglichen Modelle (bei 11 unabhängigen Prädiktoren) das ursprünglich gewählte Signifikanz-Niveau von  $\alpha = 0.050$  auf  $\alpha' = \frac{0.050}{2048} = 2.441 \times 10^{-5}$  herabgesetzt (Bonferroni-Korrektur). Die Bestimmung der p-Werte erfolgte hingegen durch die Anwendung eines nichtparametrischen Randomisierungs-Tests mit 100000 Wieder-

holungen auf den geschätzten t-Statistiken der betrachteten Parameter bzw. der F-Statistiken für die Signifikanz des vollständigen Modells als Test-Statistiken.

Die mit Hilfe der globalen Daten identifizierten signifikanten Prädiktoren wurden schließlich dazu genutzt, um die Heterozygositäten der pazifischen Populationen vorherzusagen. Im Rahmen einer ebenso mit 100000 Wiederholungen randomisierten Kovarianz-Analyse (mit den F- als Test-Statistiken und der Gruppenzugehörigkeit als Kovariate) wurde auf Unterschiede in den Steigungen zwischen den globalen und pazifischen Regressionen getestet.

### 2.2.1.3 Schätzung erwarteter Heterozygositäten

Nach Nei (1978) ergibt sich der erwartungstreue Schätzer der Heterozygotität als

$$H = \frac{2n}{2n-1} \left( 1 - \sum_{i=1}^k p_i^2 \right)$$

für diploide bzw.

$$H = \frac{n}{n-1} \left( 1 - \sum_{i=1}^k p_i^2 \right)$$

für haploide Marker, mit

- $n$  Stichprobengröße (Anzahl beprobter Individuen)
- $k$  Anzahl betrachteter Polymorphismen/Marker-Varianten
- $p_i$  relative Häufigkeit der  $i$ -ten Variante

Diese Formeln wurden dazu verwendet, um für alle Marker die erwartete Heterozygotität auf Grundlage der in den Stichproben gefundenen relativen Marker-Häufigkeiten zu schätzen. Im Gegensatz zu den autosomalen Markern, bei denen für jeden Genort mehrere Allele vorliegen können, wurde für die mitochondrialen und Y-chromosomalen SNPs und Indels lediglich ein von zwei möglichen Polymorphismen (Vorliegen oder Fehlen einer bestimmten Merkmals-Ausprägung) bestimmt. Aus diesem Grund wurde die erwartete Heterozygotität der Geschlechts-spezifischen Marker für jeden der  $k$  Genorte als

$$H_i = \frac{n}{n-1} \left( 1 - \left( p_i^2 + (1-p_i)^2 \right) \right)$$

bestimmt und durch Mittelwertbildung,  $\left( \sum_{i=1}^k H_i \right) / k$ , die Diversität des vollständigen Mitochondrioms bzw. der vollständigen nicht-rekombinanten Region des Y-Chromosoms geschätzt.

Aus der allgemeinen Formel zur Berechnung der erwarteten Heterozygotität ist ersichtlich, daß ihr Maximum von der Anzahl betrachteter



Marker-Polymorphismen abhängt. Diese Tatsache ist besonders dann von Belang, wenn die genetische Diversität über mehrere Marker mit unterschiedlicher Varianten-Zahl gemittelt werden soll, so wie dies im Rahmen der vorliegenden Arbeit für die autosomalen Marker (ABO-, MNS-, Rhesus-, HLA-Systeme) der Fall ist. Eine solche Mittelung kann nur dann einen erwartungstreuen Schätzer der Diversität darstellen, wenn die Marker-individuellen Schätzer der Heterozygotität normiert wurden. Die Heterozygotität wird dabei maximal, wenn alle  $k$  Varianten in derselben Häufigkeit in einer Population vorliegen und somit  $p_1 = \dots = p_i = \dots = p_k = \frac{2n}{k} = \frac{1}{k}$  gilt. Dieser Maximal-Wert läßt sich dabei durch eine Umstellung der allgemeinen Gleichung der Heterozygotität berechnen:

$$\begin{aligned}
 H_{max} &= 1 - \sum_{i=1}^k p_i^2 \\
 &= 1 - \sum_{i=1}^k \left( \frac{2n}{k} \right)^2 \\
 &= 1 - \sum_{i=1}^k \frac{4n^2}{k^2} \\
 &= 1 - \frac{k \times 4n^2}{k^2} \\
 &= 1 - \frac{4n^2}{k} \\
 &= 1 - \frac{1}{k}
 \end{aligned}$$

Eine Mittelung der aus den individuellen Marker-Varianten abgeleiteten Diversitäten erfolgt somit erst nach Division der Markerspezifischen Heterozygotitäten mit dem maximal erreichbaren Wert  $H_{max}$ , welcher sich (aufgrund der Formel für den erwartungstreuen Schätzer von Heterozygotitäten) erst nach Multiplikation mit dem Faktor  $\frac{2n}{2n-1}$  ergab.

Aufgrund nicht identischer geographischer Lokalitäten der für HLA-Marker und klassische genetische Marker beprobten Populationen, wurden Erstere mit den Stichproben-Lokalitäten der nach der Vincenty-Formel (1975) nächstgelegenen Stichproben-Lokalität der klassischen autosomalen Marker zusammengefaßt.

#### 2.2.1.4 Schätzung von Migrations-Distanzen

Das hier zur Schätzung von Migrations-Distanzen verwendete Migrations-Modell (vgl. Schütz 2018) basiert – neben der Prämisse eines gemeinsamen Ursprungs der Menschheit in Afrika – auf der Annahme, daß Migrationen in niedrigen Höhenlagen eine vereinfachtere

Ausbreitung ermöglichten als Wanderungen in großen topographischen Höhen (Gebirge) und über große Wasserflächen (große Seen, Meere). Die Gültigkeit dieser Annahme wird beispielsweise durch die Idee einer allgemein höheren Tragfähigkeit (*carrying capacity*; Currat et al. 2004) solcher topographisch niedrigen Habitate im Vergleich zu Lebensumgebungen in großen Höhen oder auf großen Wasserkörpern gestützt.

Diesen Prämissen folgend wurden die meist-parsimonen Migrations-Routen geschätzt. Die Ermittlung dieser Trajektorien, über welche sich die modernen Menschen möglicherweise über die Erde ausbreiteten, erfolgte in Form eines Graphen, welcher alle Lokalitäten der untersuchten genetischen Stichproben mit einem gemeinsamen Ausgangsort verbinden. Als Ursprungsort der Menschheit (des *H. sapiens*) wurden dabei die Koordinaten -12.000 25.000 (Nord-Sambia) gewählt, da im Rahmen früherer genetischer und morphometrischer Analysen die Region um diese Koordinaten (Subsahara-Region) als wahrscheinlicher Start-Punkt der *Out of Africa*-Migration identifiziert wurde (Manica et al. 2007).

Die verwendeten geographisch-topographischen Daten (vgl. „Topographie der Erdoberfläche“, S. 215) wurden in einem Format von  $2400 \times 2400$  Rechtecken in der Mercator-Projektion verwendet. Jedes Baryzentrum dieser  $2400 \times 2400$  Zellen (Knoten) verfügt dabei über eine 8er-Nachbarschaft, wobei alle acht Nachbarn über Kanten miteinander verbunden sind. Jeder dieser Kanten wurde dabei ein Kosten-Wert zugewiesen, welcher sich nach folgenden Kriterien ergab: Sofern mindestens einer von den über eine Kante direkt miteinander verbundenen Knotenpunkten innerhalb einer Wasserfläche (großer See oder Meer) lag, erhielt diese Kante ein Gewicht von  $250 + (\text{kleinste Entfernung zu einem Knoten auf einer Landmasse} \times 100000)$ . Ansonsten erhielten die Kanten ein Gewicht von  $1 + (\text{mittlere topographische Höhe beider Raster-Zellen} \times 0,010)$ . Die Gewichtung wurde dabei so gewählt, daß eine gewünschte verminderte Wahrscheinlichkeit für Migrationen über große topographische Höhen und Gebirge und über große Wasserflächen in Test-Läufen erkennbar war und ganz ähnliche Migrations-Routen rekonstruiert wurden, wie sie von Cavalli-Sforza et al. (1994) anhand genetischer Daten abgeleitet wurden. In einem zweiten Schritt wurde dann der Bellman-Ford-Algorithmus (Bellman 1958, Ford 1956, Moore 1959) dazu verwendet, um die sparsamsten Migrations-Wege (und damit die Wege, die vom zuvor festgelegten Ursprungsort des modernen Menschen innerhalb Afrikas zur Lokalität einer Stichprobe führen, deren Summe der Gewichte minimal wird) zu identifizieren. Die Länge des so identifizierten Pfades diente schließlich zur Berechnung der Migrations-Distanzen.

Die Schätzung der Migrations-Distanzen nach dem zuvor beschriebenen Algorithmus (Schütz 2018) erfolgt mit Hilfe einer Implemen-

tierung in C++, welche durch Marc Schütz freundlicherweise zur Verfügung gestellt wurde.

### 2.2.2 *Geographische Diversitäts-Verteilung*

#### 2.2.2.1 *Graphische Darstellung*

Zur weiteren Aufklärung der widersprüchlichen Diversitäts-Verläufe innerhalb des pazifischen Untersuchungsgebiets im Vergleich zur globalen *Out of Africa*-Signatur, welche im Rahmen der im vorangegangenen Kapitel genannten Methodik gefunden wurden, erfolgte eine graphische Darstellung der geographischen Diversitäts-Verteilungen über die drei genetischen Datensätze. Obwohl diese aufgrund fehlender repräsentativer weltweit verteilter Daten nicht zuvor untersucht worden waren, erfolgte der Vollständigkeit halber auch die Darstellung der morphometrischen Diversitäts-Verteilung. Diese wurde mit Hilfe aller an einem Herkunftsort gefundenen Individuen oder – sofern die sich damit ergebende Stichprobengröße kleiner als 20 war – mit Hilfe der nächstgelegenen Individuen im Untersuchungsgebiet identifiziert, so daß eine minimale Stichprobengröße von 20 Individuen erreicht wurde. Nach Relethford & Blangero (1990) ist die Varianz morphometrischer Variablen direkt proportional zur Heterozygotität der diese phänotypischen Charakteristika codierenden autosomalen Gene. Da sich die im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendeten kranio-metrischen Variablen wie Hauptkomponenten-Werte verhalten (und die Variabilität mit größer werdender morphometrischer Variablen-Zahl kleiner wird), wurde als Diversitäts-Maß die Summe der mit der Standardabweichung gewichteten Standardabweichungen der 1000 erhobenen Variablen von Individuen der dargestellten Örtlichkeiten verwendet.

#### 2.2.2.2 *Modellierung der geographischen Diversitäts-Verteilung*

**HINTERGRUND** Die dabei gefundenen, sich (auch nach nicht-absoluten, relativen Heterozygotitäts-Werten) stark unterscheidenden geographischen Diversitäts-Verteilungen, stellen einen weiteren scheinbaren Widerspruch innerhalb des Pazifiks dar. Eine solche konträre Verteilung von Intrapopulations-Heterozygotitäten wurde jedoch bereits früher für lokal enger begrenzte Regionen des Untersuchungsgebiets beschrieben (z. B. Kayser et al. 2003). Schütz (2013) konnte beispielsweise im Rahmen von Simulations-Experimenten zeigen, daß die von ihm untersuchten und in unterschiedlicher geographischer Verteilung in Erscheinung tretenden kranio-metrischen, HLA-Klasse I- und ABO-Diversitäten durch die unterschiedlichen Mutationsraten der betrachteten Marker in Kombination mit einer relativ hohen Migrationsrate erklärt werden können.

Daraus kann indirekt auch abgeleitet werden, daß mit der Hilfe von Heterozygotitäten (als eine die genetische Ausstattung von Populationen zusammenfassende Statistik) eine Schätzung von Migrationsraten möglich sein sollte. Die Beschreibung einer solchen Ableitung von Migrationsraten aus Diversitäts-Maßen scheint in der Literatur bislang jedoch nahezu zu fehlen. Lediglich Le Corre & Kremer (1998) haben sich mit der Veränderung der Heterozygotität in Insel-Modellen und einem eindimensionalen *Stepping stone*-Modell beschäftigt. Ihre mathematischen Formulierungen des Zusammenhangs zwischen Diversitäts-Verteilung und Migrationsraten unterliegen jedoch besonders strikten Prämissen (z. B. dem Vorliegen einheitlicher und symmetrischer Migrationsraten zwischen ausschließlich nahe benachbarten Populationen, Kolonisierung noch freier Lokalitäten nach konstanten Zeiträumen, Vorliegen einer initialen Population, von der aus sich die genetische Ausstattung der nachfolgend entwickelnden Populationen ableitet), deren Vorliegen aufgrund der bisherigen Erkenntnisse zur Besiedelung der pazifischen Inseln als weitestgehend unerfüllt erachtet werden müssen. Aus diesem Grund wurde zur Schätzung von Migrations- und Mutationsraten im Rahmen der vorliegenden Arbeit das nachfolgend beschriebene Modell mit der Intention entwickelt, die beobachtbaren unterschiedlichen Diversitäts-Verteilungen innerhalb des Pazifiks über alle drei betrachteten (Teil-)Genome des Menschen nachzubilden.

**PROBLEMSTELLUNG** Die Schwierigkeit in der Nachverfolgung der veränderlichen Intrapopulations-Diversitäten, welche durch Migrationen hervorgerufen werden, liegt darin, daß die Änderung der Heterozygotität von den Marker-Häufigkeits-Spektren der bereits zu einer Population gehörigen Individuen sowie derjenigen der Immigranten abhängt: Unter Vernachlässigung der Reduktion der Diversität durch Drift-Effekte ergäbe sich beispielsweise keine Veränderung der Heterozygotität, wenn die genetische Zusammensetzung beider Individuen-Gruppen identisch wäre. Gelangen durch die ankommenden Migranten hingegen neue, noch nicht in der Stamm-Population vorhandene Marker-Varianten in das Individuen-Kollektiv, so wird die Diversität mit großer Wahrscheinlichkeit steigen. Wird hingegen durch die genetische Ausstattung der Immigranten der Genpool der Gesamt-Population homogenisiert, d. h. Marker-Häufigkeiten gleichmäßiger verteilt, so ist eine Verringerung der Heterozygotität die Folge. Hinzu kommt, daß identische Heterozygotitäten auch durch völlig verschiedene Zusammensetzungen von Marker-Varianten gebildet werden können.

Aus diesem Grund ist – im Rahmen einer Modellierung der Veränderung von Diversitäten im Laufe der Zeit – eine Nachverfolgung der genetischen Verschiedenheit aller möglicher Populations-Paare notwendig. Eine solche Nachverfolgung könnte beispielsweise durch

eine Verfolgung des Marker-Spektrums selbst erfolgen. Allerdings ist eine solche Nachverfolgung mit gewissen technischen Herausforderungen verbunden und durch ihre informatische Umsetzung langsam und wenig performant. Deswegen wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit eine alternative Möglichkeit der Nachverfolgung gesucht und gefunden, welche aus einer Erweiterung der probabilistischen Interpretation des Heterozygositäts-Begriffs abgeleitet wurde:

Wie bereits im Rahmen der Einleitung des aktuellen Teils dieser Arbeit erwähnt wurde, kann die erwartete Heterozygotität,

$$\begin{aligned} d^{ii} &= H \\ &= 1 - \sum_{f=1}^k (p_f^i \times p_f^i), \end{aligned}$$

als die Wahrscheinlichkeit beim zufälligen Ziehen von zwei Marker-Varianten aus einer Population zwei unterschiedliche Marker-Zustände zu erhalten ( $p_f^i$  stellt dabei die relative Häufigkeit der  $f$ -ten Marker-Variante eines Locus innerhalb der Population  $i$  dar) interpretiert werden. Die erwartete Heterozygotität ist damit ein Maß für die Diversität, die man innerhalb einer Population erwarten kann. Modifiziert man die obige Formel und schreibt stattdessen

$$d^{ij} = 1 - \sum_{f=1}^k (p_f^i \times p_f^j),$$

wobei  $p_f^i$  und  $p_f^j$  dabei jeweils die relativen Häufigkeiten der Marker-Variante  $f$  innerhalb zweier (von insgesamt  $n$ ) Populationen  $i$  und  $j$  indizieren, so berechnet man die Wahrscheinlichkeit dafür, beim zufälligen Ziehen von je einer Marker-Variante aus beiden Populationen zwei unterschiedliche Polymorphismen zu erhalten. Während  $d^{ii}$  also die Intrapopulations-Diversität (syn. Heterozygotität) beschreibt, stellt  $d^{ij}$  ein Maß für die Interpopulations-Diversität dar, welches – durch Neuberechnung in jeder Generation im Rahmen des mit der statistischen Programmiersprache *R* implementierten Modells – dazu genutzt wurde, um die genetische Unterschiedlichkeit der modellierten Populationen kontinuierlich nachzuverfolgen.

**INITIALISIERUNG** Im Folgenden sollen sowohl **D** als auch **M** zwei  $n \times n$ -Matrizen darstellen. Die Diversitäts-Matrix **D** enthält dabei als Einträge die Diversitäten  $d^{ij}$  (der initial zum Modellierungs-Beginn vorliegenden und zu späteren Zeitpunkten bestehenden Populationen). Die Diagonal-Elemente repräsentieren somit Intrapopulations-Diversitäten, also Heterozygotitäten ( $d^{ii}$ ), und die nichtdiagonalen Elemente stellen Interpopulations-Diversitäten dar. Daraus wird er-

sichtlich, daß es sich bei  $\mathbf{D}$  um eine symmetrische Matrix handelt, da  $d^{ij} = d^{ji}$  gilt:

$$\mathbf{D} = \begin{pmatrix} d^{11} & d^{12} & \dots & d^{1i} & \dots & d^{1n} \\ d^{21} & d^{22} & \dots & d^{2i} & \dots & d^{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \ddots & \vdots \\ d^{i1} & d^{i2} & \dots & d^{ii} & \dots & d^{in} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \ddots & \vdots \\ d^{n1} & d^{n2} & \dots & d^{ni} & \dots & d^{nn} \end{pmatrix}$$

Die Matrix  $\mathbf{M}$  stellt hingegen die Migrations-Matrix dar und enthält die für jeden Modell-Lauf gegebenen Migrationsraten. Ein Eintrag  $m^{ij}$  der Matrix  $\mathbf{M}$  stellt dabei den Anteil an Individuen der Population  $i$  dar, welcher in jeder Generation in die Population  $j$  immigriert. Die diagonalen Elemente in  $\mathbf{M}$ ,  $m^{ii}$ , geben somit den Anteil an Individuen wider, welcher in jeder Generation in der Population  $i$  verbleibt (und damit nicht migriert). Um ungleiche Migrationsraten zwischen zwei Populationen  $i$  und  $j$  nachzubilden, d. h.  $m^{ij} \neq m^{ji}$ , wurde von einer asymmetrischen Migrations-Matrix  $\mathbf{M}$  ausgegangen:

$$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} m^{11} & m^{12} & \dots & m^{1i} & \dots & m^{1n} \\ m^{21} & m^{22} & \dots & m^{2i} & \dots & m^{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \ddots & \vdots \\ m^{i1} & m^{i2} & \dots & m^{ii} & \dots & m^{in} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \ddots & \vdots \\ m^{n1} & m^{n2} & \dots & m^{ni} & \dots & m^{nn} \end{pmatrix}$$

**PRÄMISSEN DES MODELLS** Im Rahmen der nachfolgenden Modell-Beschreibung werden ein paar grundsätzliche Prämissen vorausgesetzt. Hierzu gehört, daß davon ausgegangen wird, daß sich die in jeder Generation von allen anderen Populationen in eine beliebige Population migrierenden Individuen vollständig in dieser integrieren, so daß sie die selben Fortpflanzungs-Wahrscheinlichkeiten haben wie nicht-migrierte Individuen. Außerdem soll angenommen werden, daß auch die Wahrscheinlichkeit einer Migration für jedes Individuum unabhängig von der Migrations-Historie seiner Vorfahren ist. Damit wird impliziert, daß alle Individuen mit gleicher Bereitschaft migrieren, unabhängig davon, ob ihre Eltern bereits migrierten. Um unter den gegebenen Randbedingungen den Erwartungswert der Heterozygotität schätzen zu können, wird auch davon ausgegangen, daß konstante Mutationsraten den betrachteten Markern zugrunde liegen sowie über den Modellierungs-Zeitraum auch konstante Migrationsraten in  $\mathbf{M}$  vorliegen, und daß sich die Generationen der Populationen nicht überlappen und in jeder Generation die Migranten zur selben Zeit emigrieren sowie in ihre Ziel-Populationen immigrieren.

**GRUNDLEGENDE MODELL-PROZESSE** In jeder Generation migrieren entsprechend der Migrationsraten  $m^{ih}$  und  $m^{jh}$  Anteile mehrere Populationen  $i$  und  $j$  in eine Population  $h$  und ersetzen dort die bereits emigrierten Individuen. Da die Migrationsraten und damit die Anteile der Individuen nach jedem Migrations-Schritt innerhalb einer Population  $h$ , die aus anderen Populationen immigrierten, bekannt sind, lässt sich die erwartete Intrapopulations- und Interpopulations-Diversität zum Zeitpunkt  $t$  leicht schätzen: Die Wahrscheinlichkeit dafür, zwei Marker aus der Population  $h$  zu ziehen, die vor dem Migrations-Schritt aus den Populationen  $i$  und  $j$  (mit  $i, j, h \in \{1, 2, \dots, n\}$ ) stammten, entspricht lediglich dem Produkt der beiden Migrationsraten  $m^{ih}$  und  $m^{jh}$ , also  $m^{ih} \times m^{jh}$ . Multipliziert man dieses Produkt weiterhin mit der Diversität  $d^{ij}$ ,  $m^{ih} \times m^{jh} \times d^{ij}$ , so erhält man den post-migratorischen Beitrag der Immigranten aus den Populationen  $i$  und  $j$  zur Heterozygotität der Population  $h$ . Addiert man dieses Produkt für alle potentiellen  $n$  Ursprungs-Populationen,

$$d^{hh}(t) = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \left( m^{ih} \times m^{jh} \times d^{ij}(t-1) \right),$$

so erhält man den erwartungstreuen Schätzer der Intrapopulations-Diversität nach einem Migrations-Durchgang. In analoger Weise lässt sich so auch die Interpopulations-Diversität berechnen.

Diese o. a. Bilinearform lässt sich glücklicherweise in Matrizen-Schreibweise als

$$\mathbf{D}'(t) = \mathbf{M}^T \mathbf{D}(t-1) \times \mathbf{M}$$

darstellen. So konnte im Rahmen der Implementierung des hier beschriebenen Modells mit der statistischen Programmiersprache *R* auf eine rechen- und damit zeitintensive Iterierung durch alle Kombinationen modellierter Populationen in jeder Generation verzichtet werden. Eine Multiplikation der Migrations-Matrix  $\mathbf{M}$  mit dem Kreuzprodukt der transponierten Migrations-Matrix ( $\mathbf{M}^T$ ) mit der Diversitäts-Matrix vor dem Migrations-Schritt ( $\mathbf{D}(t-1)$ ) erlaubt somit die vollständige Berechnung der post-migratorischen Diversitäts-Matrix,  $\mathbf{D}'(t)$ .

Dieser Zusammenhang würde jedoch nur für ideale Wright-Fisher-Populationen mit unendlicher Populationsgröße gelten. In einem Modell mit weniger idealisierten Populationen und endlichen Populationsgrößen, so wie sie im Rahmen des hier verwendeten Modells angenommen wurden, reduziert sich die genetische Diversität (Heterozygotität) aufgrund von Zufalls-Effekten im Rahmen singulärer Migrationen. Diese Reduktion in der Heterozygotität ist abhängig von der Zahl der Individuen  $N$ , welche diese Diversität in sich bergen. Nach Wright (1931) lässt sich die Diversität eines Migranten-Kollektivs, welches von einer beliebigen Population mit der Heterozygotität  $H$  in eine andere Population einwandert, als  $H' = H \times \left(1 - \frac{1}{2N}\right)$  für diploide, d. h. autosomale, Marker bzw.  $H' = H \times \left(1 - \frac{1}{N}\right)$  für Geschlechts-

spezifische Marker beschreiben. Im Gegensatz zur Intrapopulations-Diversität, welche durch solche Zufalls-Effekte im Rahmen der Emigration verringert wird, haben diese Zufalls-Effekte keinerlei Einfluß auf den Erwartungs-Wert der Interpopulations-Diversität, wie mehrere Simulations-Experimente im Vorfeld gezeigt haben: Zufalls-Effekte erhöhen lediglich die Variabilität der Interpopulations-Diversität. Um den die Heterozygotität reduzierenden Effekt im Zuge der Migration nachzubilden, wurden anstatt der oben dargestellten Matrizen-Schreibweise die postmigratorische Diversitäts-Matrix,  $\mathbf{D}(t)$ , mit Hilfe einer modifizierten Diversitäts-Matrix,  $\mathbf{D}'(t-1)$ , berechnet. Die Diagonal-Einträge in  $\mathbf{D}'(t-1)$  wurden dabei jeweils als

$$d^{ii} = d^{ii} \times \left(1 - \frac{1}{2m^{ij}N^i}\right)$$

bzw.

$$d^{ii} = d^{ii} \times \left(1 - \frac{1}{m^{ij}N^i}\right)$$

gebildet, abhängig von der Art des betrachteten genetischen Marker-Systems (autosomale vs. mitochondriale bzw. Y-chromosomale Daten). Demgemäß erfolgte die finale Schätzung der Diversitäts-Matrix nach einer Migrations-Runde dann als

$$\mathbf{D}'(t) = \mathbf{M}^T \mathbf{D}'(t-1) \times \mathbf{M}.$$

Im Rahmen der Fortpflanzung am Ende jeder Generation erfolgte – aufgrund identischer Zufalls-Effekte (genetische Drift) – erneut eine Verringerung der Intrapopulations-Diversitäten und somit eine Reduktion der Diagonal-Einträge in  $\mathbf{D}'(t)$ , aus der die Matrix  $\mathbf{D}(t)$  resultiert:

$$d^{ii} = d^{ii} \times \left(1 - \frac{1}{2N^i}\right)$$

bzw.

$$d^{ii} = d^{ii} \times \left(1 - \frac{1}{N^i}\right)$$

Während die genetische Drift im Rahmen der Fortpflanzung also die mittlere Diversität einer Population verringert, so führen – in antagonistischer Weise – Mutationen zu ihrer Erhöhung. Unter der Annahme, daß jede Mutation zur Ausbildung einer neuen Marker-Variante führt (*infinite sites model*, Kimura 1969), läßt sich die Inter- oder Intrapopulations-Diversität  $d_f^{ij}$  in der Filial-Generation aus der der parental Generation ( $d_p^{ij}$ ) unter Kenntnis der Mutationsrate  $\mu$  des betrachteten Markers für diploide Systeme (autosomale Marker) als

$$d_f^{ij} = d_p^{ij} + (1 - d_p^{ij}) 2\mu$$



und für haploide Systeme (mtDNA, NRY) als

$$d_f^{ij} = d_p^{ij} + (1 - d_p^{ij}) \mu$$

berechnen. Die so geschätzten erwarteten Diversitäten  $d_f^{ij}$  bilden letztlich die Einträge der Diversitäts-Matrix  $\mathbf{D}$  ( $t - 1$ ), mit deren Hilfe die erwartete Veränderung der Intra- und Interpopulations-Diversitäten in der nächsten Generation geschätzt werden können.

**RANDBEDINGUNGEN** Im Rahmen des Modells wurden die Stichproben nach geographischen und geopolitischen Kriterien zu insgesamt 27 Populationen zusammengefaßt (vgl. die in den Anhängen A.1, A.2, A.3, A.4 unter „Untergruppen“ genannten Einträge), wobei die Populationsgröße dieser Populationen proportional zur Anzahl der im gleichungsbasierten Modell verwendeten Deme (vgl. Abb. 18, S. 143) geschätzt (vgl. Zahlen der nachfolgenden Aufzählung) und eine effektive Demgröße von 1000 Individuen zugrunde gelegt wurden. Hierzu zählen die Stichproben der Inseln Südost-Asiens (Indonesien – 54, Philippinen – 10, Taiwan – 5), Neuguineas (West-Papua – 19, Nord-Papua-Neuguinea – 9, Südost-Papua-Neuguinea – 8, Hochland-PNG – 3, Trobriand und D’Entrecasteaux-Inseln – 4, Bismarck-Archipel – 14), Melanesiens (Fidschi – 3, Neukaledonien – 6, Salomonen – 14, Vanuatu – 9), Polynesiens (Cook-Inseln – 3, Austral-Inseln – 2, Gambier-Inseln – 1, Gesellschafts-Inseln – 2, Hawaii – 3, Marquesas – 2, Neuseeland – 9, Osterinsel – 1, Großraum Samoa & Tonga – 11, Tuamotu-Archipel – 2) sowie Mikronesiens (Föderierte Staaten von Mikronesien – 3, Kiribati – 5, Marianen – 1, Palau – 1). Die Daten der so zusammengefaßten Stichproben wurden schließlich dazu verwendet, um die rezenten Heterozygositäten dieser Populationen zu berechnen und um die ancestrale Diversitäts-Matrix zum Modellierungs-Beginn zu schätzen.

Im Rahmen der hier durchgeführten Modellierungen wurde die Herausbildung der heute beobachtbaren Intrapopulations-Diversitäten (syn. Heterozygositäten) im Laufe der vergangenen 4500 Jahre (angenommener Beginn der austronesischen Expansion; Buck & Viðarsdóttir 2012) bzw. 200 Generationen (bei einer mittleren Generationszeit von 22,5 Jahren) für die autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Marker-Systeme emuliert. Zum Start jeder Modellierung waren bereits alle im vorangegangenen Absatz genannten Populationen der Inseln Südost-Asiens, Neuguineas sowie der Salomonen etabliert. Ausgehend von dieser initialen Besiedlung wurden in jeder Generation mit den geschätzten (und damit pro Modellierungsdurchgang konstanten) Emigrationsraten Individuen zwischen bereits besiedelbaren Populations-Orten ausgetauscht und Populations-Orte entsprechend der frühesten bekannten  $^{14}\text{C}$ -Datierungen menschlicher Relikte (vgl. Abb. 1, S. 4) dieser Lokalitäten kolonisiert. Mit Ausnahme der restlichen Populationen Melanesiens (Fidschi, Neukaledonien, Vanuatu) und des Großraums um Samoa und Tonga wurden neu

errichtete Populationen durch die in unterschiedlicher Anzahl (entsprechend der Migrationsraten) von den anderen, bereits bestehenden Populationen ankommenden Individuen, gebildet. Um das anhand des gleichungsbasierten Modells (vgl. „Ergebnisse der Modell-Läufe“, S. 201) identifizierte wahrscheinlichste Besiedlungs-Szenario nachzubilden, welches von einer Besiedlung der zuvor genannten Örtlichkeiten durch weitestgehend nicht weiter mit Papuanern durchmischten Austronesiern ausgeht, erfolgte die Initiierung dieser Populationen – wie bereits auch im gleichungsbasierten Modell – durch taiwanesischen Migranten.

Um einerseits eine Konstanz der verwendeten Migrationsraten und andererseits die mathematische Funktionalität des hier verwendeten Modells zu gewährleisten, wurden sowohl die Diversitäts-Matrix **D** als auch die Migrations-Matrix **M** in jedem Iterations-Schritt (jeder Generation) ggf. modifiziert. So wurden aufgrund noch nicht besiedelter Populations-Orte fehlende Einträge in der Diversitäts-Matrix ausgenullt. Da im selben Fall die Summe der Migrationsraten bzw. des Anteils der Individuen, welche in einer Generation in einer Population verbleiben, sich nicht zu einem Wert von 1 addieren würden, wurden die Migrationsraten noch nicht immigrierbarer Populationen dem Anteil der in einer Population verbleibenden Individuen zugerechnet.

Aufgrund der vermeintlich langen gemeinschaftlichen Entwicklung der neuguineanischen mit den salomonischen Populationen wurde davon ausgegangen, daß diese Populationen durch ein weitestgehend homogenes Genom (und somit durch identische ancestrale autosomale, mitochondriale und Y-chromosomale Diversitäten) charakterisiert sind. Da die rezenten Bewohner des Hochlands Papua-Neuguineas (im Vergleich zu den anderen Populationen dieses geographischen Gebiets) als weitestgehend nicht durchmischt mit austronesischen Siedlern Neuguineas angesehen werden (Bergström et al. 2017, Cox et al. 2010, Lansing et al. 2011, Skoglund et al. 2016, Vallée et al. 2016), wurden die ancestralen Diversitäten neuguineanischer Populationen und der Salomonen ausschließlich mit Hilfe der Marker-Häufigkeiten der Bewohner des papua-neuguineanischen Hochlands geschätzt.

Die Schätzung der ancestralen Diversitäts-Matrix, welche zum Modellierungs-Start benötigt wird und – entsprechend der verwendeten Migrations- und Mutationsraten – in jeder Generation ergänzt sowie verändert wird, erfolgte basierend auf den ancestralen Marker-Häufigkeits-Spektren der indonesischen, philippinischen, taiwanesischen und Hochland-PNG-Populationen. Sie wurden mit Hilfe des *Maximum Likelihood*-Verfahrens nach Schluter et al. (1997) unter Zugrundelegen der in Abb. 14a (S. 88) dargestellten Phylogenie geschätzt, welche auf Grundlage der autosomalen originalen Marker-Häufigkeiten nach dem *Neighbor-Joining*-Verfahren abgeleitet wurde. Dabei kam die Implementierung im R-Paket *ape* zum Einsatz.

**SCHÄTZUNG POSTERIORER PARAMETER-VERTEILUNGEN** Das Ziel des zuvor beschriebenen Modells ist es, die Migrations- und Mutationsraten so zu schätzen, daß die Summe der quadrierten Differenzen zwischen den im Modell für die Generation 200 geschätzten Intrapopulations-Diversitäten und den beobachteten Heterozygositäten dieser 27 betrachteten Populationen minimal wird. Dabei war zu beachten, daß den numerischen Realisierungen dieser Parameter einige *Constraints* unterlagen: i) Die Zeilen-Summen der Migrations-Matrix **M** müssen einen Wert von 1 annehmen, wobei ii) die individuellen Migrationsraten  $m_{ij}$  stets Werte im einschließenden Intervall von 0 bis 1 haben müssen ( $m_{ij} \in [0;1]$ ). iii) Die Werte der Mutationsraten dürfen ebenso nur positive, reellwertige Zahlen bis 1, einschließlich 0, annehmen.

Wie bereits im gleichungsbasierten Modell (vgl. „Parameter-Optimierung“, S. 148), kam zur Schätzung der posterioren Parameter-Verteilungen ein durch die *Simulated Annealing*-Methode (Kirkpatrick et al. 1983, Pincus 1970) motiviertes Verfahren zum Einsatz: Ausgehend von *a priori* angenommenen Parameter-Ausprägungen (einer Gleich-Verteilung der Migrationsraten, also  $m_{ij} = \frac{1}{27}$ , sowie einem Wert von  $10^{-4}$  als Mutationsraten) wurden in aufeinander folgenden Modell-Läufen Migrations-Matrizen und Mutationsraten verwendet, welche durch Ziehen von Werten aus einer Gleich-Verteilung mit einem Maximum und Minimum um diese initialen Schätzer erhalten wurden. Nach je 10000 Durchgängen wurde das Suchfenster um die bis dahin besten Parameter-Schätzer zentriert und das Suchfenster verkleinert, nämlich von ursprünglich  $\pm 0,200$  auf final  $\pm 10^{-4}$  für die Einträge der Migrationsraten sowie von  $\pm 10^{-2}$  auf  $\pm 10^{-5}$  für die drei Mutationsraten. Um dabei die für die Parameter-Ausprägung geltenden Bedingungen einzuhalten, wurden die Einträge der Zeilen der Migrations-Matrix durch Division ihrer Summe auf eine Summe von 1 normiert bzw. ggf. gezogene negative Werte so lange erneut gezogen, bis ein positiver Wert erhalten wurde. Eine solche Anpassung des Stichproben-Fensters für die Parameter des Modells erfolgte dabei in insgesamt 1000 Schritten. Bei einer Laufzeit von etwas weniger als 200 ms für jeden Modell-Durchgang betrug die Gesamt-Dauer für die Modellierung der zuvor beschriebenen  $10000 \times 1000 = 10 \times 10^6$  Durchgänge etwa vier Wochen. Um die Stichprobengröße für die Schätzung der  $(27 \times 27 + 1) \times 3 = 2190$  Parameter ( $27 \times 27$  für die Migrationsraten sowie 1 für die Mutationsrate der drei Datensätze) möglichst hoch zu halten und damit eine möglichst valide Schätzung für die hohe Anzahl an Parametern zu erhalten, wurden diese  $10 \times 10^6$  Modell-Runs insgesamt zehn mal durch Parallelisierung auf ebenso vielen Kernen wiederholt.

Unter allen so durchgeführten 100 Millionen Läufen mit optimierten Runs wurden die 10000 Runs mit geringster Fehlerquadratsumme dazu genutzt, um die plausibelsten Schätzer der  $27 \times 27 = 729$

asymmetrischen Migrationsraten pro Datensatz sowie der drei Mutationsraten (für die autosomalen, mtDNA- und NRY-Daten) zu schätzen. Hierbei kam – wie auch schon im gleichungsbasierten Modell („Parameter-Optimierung“, S. 148) – das Verfahren der approximativen Bayes-Schätzung (*Approximate Bayes Computation*, ABC; Beaumont et al. 2002, Bertorelle et al. 2010, Csilléry et al. 2010, Rubin 1984, Vallée et al. 2016) zum Einsatz, wobei die im Rahmen einer *Rejection* (nach der Summe der Fehlerquadrate als optimal) identifizierten Parameter-Ausprägungen zur Schätzung der posterioren Parameter-Verteilungen herangezogen wurden. Aus diesen Verteilungen wurden schließlich durch Mittelwert-Bildung die optimalen Parameter sowie die 95 %-Konfidenz-Intervalle errechnet.

#### 2.2.2.3 *Explorative Analyse der geschätzten Migrationsraten*

Die so geschätzten optimalen Migrationsraten, welche für jeden Datensatz einzeln geschätzt wurden, sollten (aufgrund der unterschiedlichen Geschlechts-spezifischen Vererbung an Nachkommen) Auskunft über die Migrations-Dynamik männlicher Individuen (Y-chromosomale SNPs und Indels), weiblicher Individuen (mitochondriale SNPs und Indels) sowie des Gesamtkollektivs (autosomaler Datensatz) geben. Zunächst sollte dabei überprüft werden, ob die im Rahmen des gleichungsbasierten Modells mit Hilfe der Daten zu intendierten und verdrifteten Kanufahrten rezenter indigener Polynesier (vgl. Abb. 24b, S. 170) abgeleiteten Migrations-Bereitschaften vergleichbar mit denen im Rahmen des in den vorangegangenen Kapiteln beschriebenen Modells geschätzten Migrationsraten sind. Hierzu wurden die maternalen, paternalen und totalen Migrationsraten-Schätzer den geodätischen Migrations-Distanzen gegenübergestellt und die Ähnlichkeit anhand der sich daraus ergebenden Zusammenhänge diskutiert.

Darüber hinaus wurden für jeden der drei Zusammenhänge die Parameter einer rationalen Funktion der Form  $\frac{\alpha}{\beta + \gamma \times \text{Migrations-Distanz}}$  mit Hilfe des Algorithmuses nach Nelder & Mead (1965) in R geschätzt. Um zu testen, ob sich im gesamten Untersuchungsgebiet die aus den drei Datensätzen abgeleiteten Zusammenhänge zwischen Migrationsraten und -Distanzen signifikant hinsichtlich eines der drei Parameter dieser rationalen Funktion ( $\alpha$ ,  $\beta$  und  $\gamma$ ) unterscheiden, wurde ein Randomisierungs-Ansatz gewählt: Für die Migrationsraten jedes Datensatz-Paares wurden dabei die Migrationsraten und -Distanzen 10000 mal randomisiert und die Differenzen der Parameter-Schätzer als Test-Statistiken verwendet. Ausgehend von der Verteilung dieser Test-Statistiken wurde dann mit Hilfe der Differenzen der auf den vollständigen, d. h. nicht-randomisierten, Daten geschätzten Parameter die Wahrscheinlichkeit bestimmt, daß diese signifikant von 0 abweichen.

Um visuell einen Eindruck zu vermitteln, welche Migrations-Dynamik innerhalb des Untersuchungsgebiets herrscht und in welcher

Größenordnung Anteile betrachteter Populationen in jeder Generation migrieren, wurden die Migrationsraten zudem graphisch in den Abb. 31a – c dargestellt. Da sich die Darstellung aller 27 Populationen dabei als unübersichtlich herausstellte, wurden in diesen Abbildungen die Migrationsraten zu übergeordneten Kulturarealen (Inseln Südost-Asiens, Neuguinea, Insel-Melanesien, Polynesien und Mikronesien) zusammengefaßt. Dabei wurden die zusammengefaßten Immigrations- sowie Emigrationsraten absteigend sortiert. Auf diese Weise lassen sich auch für diese Art der zusammenfassenden Darstellung Unterschiede im Migrations-Verhalten zwischen maternalen und paternalen Markern erkennen, welche erklärt und diskutiert werden müssen.

#### 2.2.2.4 Differenz Geschlechts-spezifischer Migrationsraten und Residenz-Verhalten

In einer größeren Zahl früherer Arbeiten (z. B. Hage & Marck 2003, Kayser et al. 2006, 2008b, Kayser 2010, Lansing et al. 2011, Skoglund et al. 2016) haben die Autoren die Vermutung zum Ausdruck gebracht, daß das Residenz-Verhalten indigener pazifischer Kulturen die heutige genetische Landschaft des ozeanischen Untersuchungsgebiets mitprägten, indem sie ein Ungleichgewicht maternaler und paternaler Migrationsraten hervorriefen. So könnte das Residenz-Verhalten (Niederlassung von Individuen nach ihrer Vermählung am Herkunftsort der Frau, des Mannes oder an einem beliebigen Ort) zusammen mit *Sex-biased Admixture* zur Herausbildung der beobachtbaren Diskrepanzen zwischen den unterschiedlichen Teilgenomen der Polynesier und anderer pazifischer Bewohner herausgebildet haben.

Aus diesem Grund wurde – zunächst rein graphisch durch Gegenüberstellung in einem Streudiagramm – ein Zusammenhang zwischen den in Tab. 11 (S. 216 – 217) wiedergegebenen Residenz-Kennzahlen und den Differenzen der (nach Normierung aller Migrationsraten innerhalb einer Population auf 1,000) geschätzten relativen paternalen und maternalen Emigrationsraten je untersuchter Population exploriert. Die Differenz der Emigrationsraten wurde für eine Population  $j$  als  $\sum_{i \neq j} m_{Y-DNA}^{ji} - \sum_{i \neq j} m_{mtDNA}^{ji}$  (mit  $m_{Y-DNA}^{ji}$  bzw.  $m_{mtDNA}^{ji}$  als der paternal bzw. maternal geschätzten Emigrationsrate aus Population  $j$  in alle anderen Population  $i$ ) gebildet. Dabei zeigte sich, daß beide Variablen einem linearen Zusammenhang folgen könnten. Zudem ist ein kausaler Zusammenhang zwischen dem Residenz-Verhalten und der Migrationsraten-Differenz plausibel: So verbleiben verheiratete Frauen in matrilocalen Populationen beispielsweise eher an ihrem Wohnort, während ihre Männer, die auch von anderen Orten stammen können, zu ihnen ziehen. Ein umgekehrtes Bild ergibt sich für patrilocale Populationen. Aufgrund dieses Verhaltens wurde im Rahmen einer linearen Regression überprüft, ob sich die Migrationsraten-Differenzen zwischen den Geschlechtern tatsächlich durch den numerisch codierten

Wert des Residenz-Verhaltens vorhersagen lassen, und ob ein solcher Zusammenhang statistisch signifikant ist.

### 2.2.3 *AIM-Diversität und Ursprungsort austronesischer Ozeanier*

#### 2.2.3.1 *Hintergrund*

Linguistische Studien wiesen seit einiger Zeit darauf hin, daß der Entstehungsort der austronesischen Sprachen, welche heute (mit Ausnahme weiter Teile Neuguineas und einigen der Neuguinea umgebenden Inseln; vgl. Abb. 2, S. 10) in ganz Ozeanien gesprochen werden, in Taiwan zu suchen ist (z. B. Bellwood 1991, Donohue & Denham 2010, Gray et al. 2009, Ross 2005). Diese Indizien führten schließlich zur Formulierung der *Out of Taiwan*-Theorie (Brandão et al. 2016, Ko et al. 2014), nach welcher sich austronesisch-sprachige Bewohner Taiwans vor 5500 bis 4000 Jahren (Soares et al. 2008) zunächst über die philippinischen und indonesischen Inseln des malaiischen Archipels ausbreiteten und schließlich auch bis an die Ränder *Near Oceanias* vordrangen, wo sie die Lapita-Kultur begründeten (und damit final zur Besiedlung *Remote Oceanias* beitrugen). Die *Out of Taiwan*-Theorie wurde dabei schnell auch in der physischen Anthropologie akzeptiert und Indizien für ihre Gültigkeit beispielsweise darin gefunden, daß die Diversität der hypervariablen Region I des Mitochondrioms der häufigsten Haplogruppen (z. B. B4a1, E1a1 und M7c3c) von Taiwan ausgehend über die Philippinen bis nach Sulawesi hin abnimmt (Melton et al. 1998, Soares et al. 2016, Tabbada et al. 2010). Eine hochauflösendere genetische Analyse der mitochondrialen Haplogruppe E sowie auf Y-chromosomalen Daten beruhende Koaleszenz-Modellierungen (Hurles et al. 2002, Soares et al. 2008, Trejaut et al. 2014) erlauben jedoch auch eine umgekehrte Interpretation und damit eine von den Inseln Indonesiens oder den Philippinen ausgehende Expansion nach Taiwan. Diese Befunde zeigen zugleich, daß der Entstehungsort der austronesischen Sprachfamilie (vermutlich in Taiwan) nicht zwangsläufig der Ursprungsort der Vorfahren der heutigen Siedler *Remote Oceanias* darstellen muß. Das Austronesische könnte vielmehr auch durch Kolonisten nach *Remote Oceania* gebracht worden sein, nachdem sich die Sprachgruppe innerhalb der Inseln Südost-Asiens ausgebreitet hatte (Brandão et al. 2016).

#### 2.2.3.2 *Methodik*

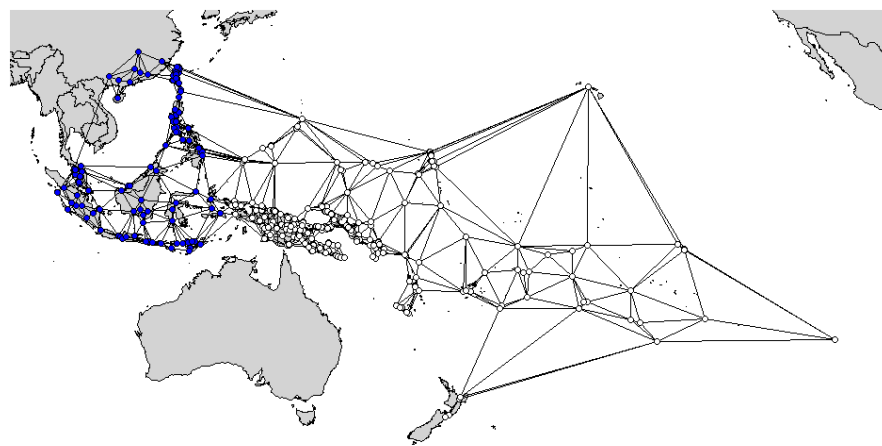
Empirische Studien an zahlreichen Markern sowie mathematische Modelle haben gezeigt, daß die Intrapopulations-Diversität weltweit verteilter Populationen mit zunehmendem geographischen Abstand (größer werdender Migrations-Distanz) zum vermeintlichen Ursprungsort des *Homo sapiens* innerhalb Afrikas aufgrund sich kumulierender Gründer-Effekte im Allgemeinen abnimmt (vgl. „Theoretischer Hin-

tergrund“, S. 216). Der Entstehungsort ist dabei durch die stärkste negative Korrelation bzw. den größten  $R^2$ -Wert gekennzeichnet (Betti et al. 2009, Henn et al. 2011, Ramachandran et al. 2005). Dieses Charakteristikum des Ursprungsorts könnte dabei helfen, den Siedlungsort der *Express Train*-Migranten geographisch einzugrenzen, welche die ersten Siedler *Remote Oceanias* darstellten.

Frühere Studien (z. B. Hudjashov et al. 2017, 2018, Pugach et al. 2018) legen den Schluß nahe, daß die früheren Bewohner der Inseln Südost-Asiens (ISEA) und indigene Papuaner, welche als Vorfahren der heute in diesen Regionen lebenden Menschen angesehen werden können und gemeinsam zur Entstehung rezenter Bewohner *Remote Oceanias* beitrugen, gemeinsame Marker-Varianten teilten. Nach den grundlegenden Prinzipien der Kladistik sind solche plesiomorphen Merkmale jedoch nicht dazu geeignet, um Rückschlüsse über (mikro-)evolutive Prozesse (wie die Verbreitung der Austronesier innerhalb des pazifischen Untersuchungsgebiets) zu ziehen. Vielmehr werden hierfür ancestral informative Marker (AIMs) benötigt, welche als apomorphe Charakteristika austronesischer Migranten verstanden werden können. Solche AIMs wurden im Rahmen der hier durchgeführten Untersuchungen durch einen Vergleich einer potentiellen Kandidaten-Population des austronesischen Herkunfts-Ortes mit einer (weitestgehend) rein papuanischen Stellvertreter-Population des Hochlands Papua-Neuguineas (vgl. „Schätzung des Anteils asiatischer Marker-Varianten (*Asian Ancestry*)“, S. 138) bestimmt. Als AIM wurden dabei Marker-Varianten (für jeden der drei genetischen Datensätze) identifiziert, welche in der potentiellen Kandidaten-Population vorkamen, in der papuanischen Proxy-Population jedoch nicht gefunden wurden. Aus dieser Logik ergibt sich, daß für die autosomalen Daten AIMs lediglich mit Hilfe der *HLA*-Gene bestimmt werden konnten, da die Marker-Varianten der klassischen genetischen Marker in (nahezu) allen Populationen ISEAs als auch Neuguineas gefunden wurden.

Alle Populationen, für welche in den mitochondrialen, Y-chromosomal und *HLA*-Datensätzen Stichproben innerhalb des Gebiets der Inseln Südost-Asiens vorlagen, wurden dann als potentielle Ursprung-Populationen angesehen und für diese die (im Vergleich zur papuanischen Proxy-Population) ancestral informativen Marker-Varianten identifiziert. Ihre Ausprägungen (Marker-Häufigkeiten) wurden zunächst für alle vorhandenen Stichproben auf eine Summe von 1 normiert und die AIM-Diversität als Heterozygotität,  $1 - \sum_{i=1}^k p_i^2$ , geschätzt.

Gleichzeitig erfolgte eine Schätzung der Migrations-Distanzen einer jeden Population zur angenommenen austronesischen Ursprung-Population, wobei der Dijkstra-Algorithmus (Dijkstra 1959) zur Identifikation des kürzesten Pfades auf dem Delaunay-generierten Dreiecksnetz (Delaunay 1934) aller Stichproben zum Einsatz kam, aus welchem unwahrscheinliche Migrations-Pfade entfernt wurden (vgl. Abb. 28). Die Delaunay-Triangulation auf den geographischen Stichproben-



**Abb. 28: Erlaubte Migrations-Wege**

Die Abbildung gibt die Migrations-Pfade (Linien) wieder, welche zur Schätzung der kürzesten Migrations-Distanzen (nach dem Dijkstra-Algorithmus) zwischen den potentiellen Herkunfts-Orten der Bewohner *Remote Oceanias* innerhalb der Inseln Südost-Asiens sowie des südostasiatischen Festlands (blau gefüllte Punkte) und allen anderen Populationen (blaue und nicht gefüllte Punkte) verwendet wurden. Die Punkte geben zugleich die geographische Herkunft der im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendeten klassischen genetischen, HLA-, mtDNA- und NRY-Daten wieder.

Orten erfolgte mit Hilfe des R-Pakets *deldir*, die Suche des kürzesten Pfades und damit die Berechnung der kürzesten Migrations-Distanz mit Hilfe des Pakets *igraph*.

Für die Zusammenhänge der so ermittelten AIM-Diversitäten und Migrations-Distanzen wurde schließlich für jeden potentiellen austronesischen Ursprungsort jedes Datensatzes ein Korrelationskoeffizient ermittelt. Die im vorherigen Kapitel (S. 246) beschriebene Ausbreitung potentiell austronesisch-sprachiger Menschen innerhalb des Gebiets der Inseln Südost-Asiens und der in konträre Richtungen verlaufenden identifizierten Gradienten, welche einen Genfluß zwischen den Bewohnern ISEAs implizieren, könnten zu einer höheren Intrapopulations-Diversität in den rezenten Bewohner des tatsächlichen austronesischen Ursprungsorts (sowie der in ihrer Peripherie liegenden Populationen) als zur Zeit der Besiedlung *Remote Oceanias* geführt haben. Dies macht die Ausbildung eines nicht-linearen (aber monoton fallenden) Zusammenhangs zwischen den berechneten AIM-Diversitäten sowie den Migrations-Distanzen wahrscheinlich, so daß anstelle des Pearson-Produkt-Moment-Korrelationskoeffizienten der Spearman-Korrelationskoeffizient zur Quantifizierung des Zusammenhangs beider Variablen Verwendung fand. Der geographische Herkunftsort der Stichprobe, für welche sich der kleinste Korrelationskoeffizient (und damit der stärkste negative Zusammenhang zwischen Migrations-Distanz und AIM-Diversität) fand, sollte dieser Logik folgend nahe des tatsächlichen Ursprungsorts der austronesischen Kolonisten *Remote Oceanias* liegen.



Dabei wurden lediglich signifikant von 0 verschiedene Korrelationen betrachtet, wobei die Signifikanz mit Hilfe eines durch Bonferroni-Korrektur für multiples Testen adjustierten Signifikanz-Niveaus (initial  $\alpha = 0,050$ ) identifiziert wurde. Um den wahrscheinlichsten Ursprungsort der aus ISEA stammenden *Express Train*-Migranten graphisch weiter einzugrenzen, erfolgte eine räumliche Interpolation der Beträge der signifikant negativen Spearman-Rang-Korrelationskoeffizienten entsprechend des geographischen Stichproben-Ortes. Die Lokalität, für welche in Summe über alle drei Datensätze der höchste dieser interpolierten Werte erreicht wird, sollte einen guten Kandidaten für den gesuchten austronesischen Ursprungsort darstellen. Um Unterschiede in der Quantität der kleinsten Korrelationskoeffizienten aller drei Datensätze auszugleichen, wurden diese so transformiert, daß dem kleinsten Koeffizienten jedes Datensatzes der Wert -1 zugewiesen wurde (Normierung der Koeffizienten).



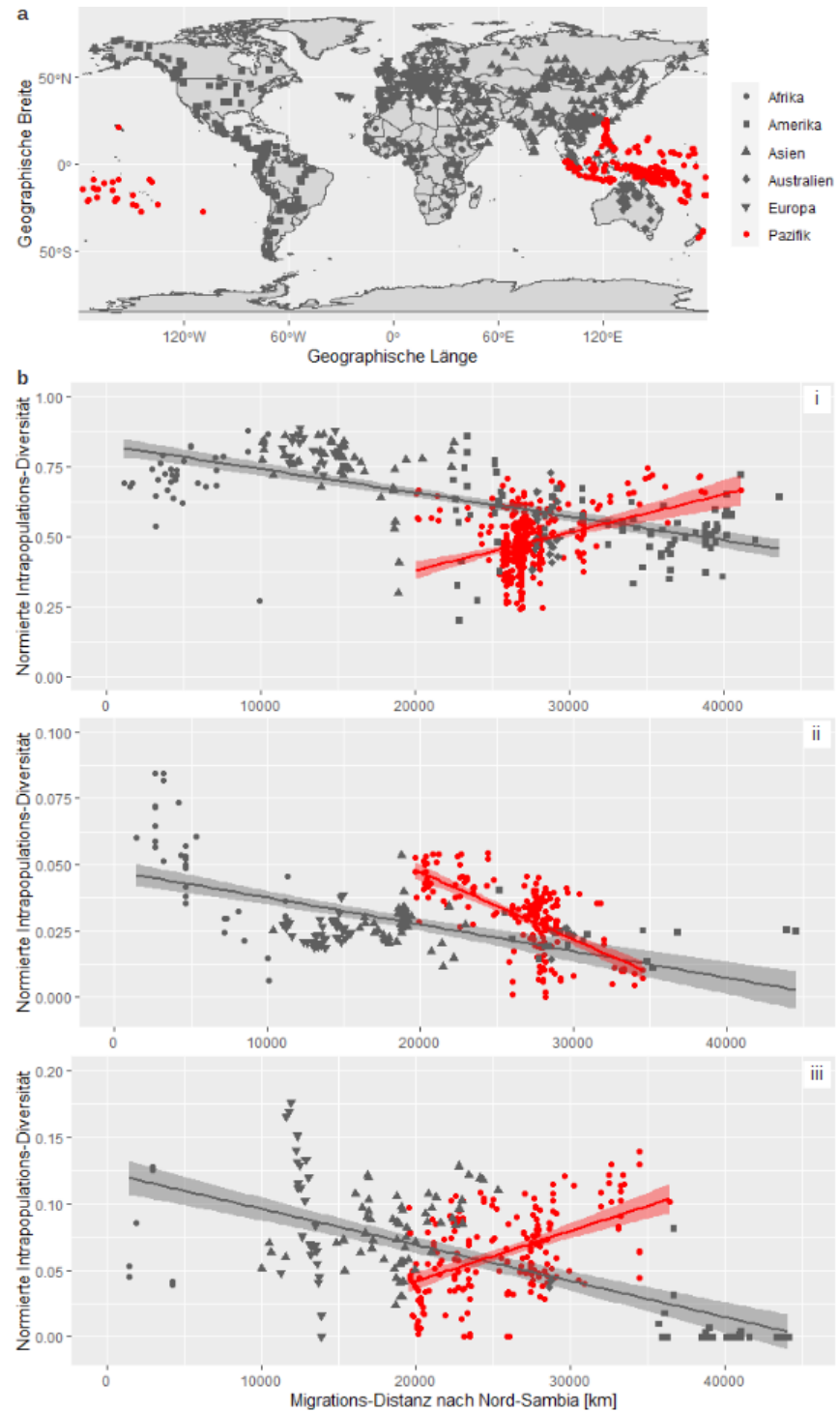
## ERGEBNISSE

---

### 3.1 PAZIFISCHE DIVERSITÄT IM KONTEXT DER OUT OF AFRICA-MIGRATION

Die mit Hilfe der geschätzten Migrations-Distanzen zum angenommenen Ursprungsort des *Homo sapiens* (in der Region des afrikanischen Nord-Sambias) wurden zunächst dazu verwendet, um gemeinsam mit den Hauptkomponenten-Werten potentiell selektiv auf Intrapopulations-Diversitäten wirkender Faktoren die Heterozygotitäten der global verteilten Populationen vorherzusagen. (Ein exemplarisches Beispiel der hierfür rekonstruierten Migrations-Routen ist für die Lokalitäten der klassischen genetischen Daten in Abb. B.6 des Anhangs, S. 357, wiedergegeben.) Die über alle drei betrachteten genetischen Datensätze hinweg (entsprechend der zuvor definierten Kriterien) identifizierten additiven Regressions-Modelle enthielten alleamt die Migrations-Distanz als Prädiktor ( $p_{\text{autosomal}} = 10^{-5}$ ,  $p_{\text{mtDNA}} = 1 \times 10^{-5}$ ,  $p_{\text{Y-DNA}} = 0,000$ ), wobei die jeweiligen Intrapopulations-Diversitäten der weltweit verteilten Populationen dabei tendenziell mit zunehmender zurückgelegter Migrations-Distanz abnehmen. Dies spiegelt sich in den entsprechenden Koeffizienten des Terms der Migrations-Distanz von  $-8,482 \times 10^{-6}$  (autosomal),  $-7,524 \times 10^{-7}$  (mitochondrial) und  $-2,452 \times 10^{-6}$  wider.

Während unter dem Bonferroni-korrigierten Signifikanz-Niveau kein weiterer signifikanter Term (Hauptkomponente der potentiell selektiv wirkenden Variablen) zur Vorhersage der globalen autosomalen Diversität gefunden wurde (und das finale Modell so ausschließlich die Migrations-Distanz als einzigen Prädiktor enthielt), wurden zur Erklärung der mitochondrialen und Y-chromosomalen Diversität noch weitere unabhängige Variablen im Modell identifiziert: Die mtDNA-Diversität scheint auf globaler Ebene so zusätzlich durch die dritte Hauptkomponente der Selektions-Faktoren beeinflusst zu sein (Steigung:  $-1,022 \times 10^{-4}$ ; p-Wert:  $2 \times 10^{-6}$ ). Die Ladungen dieser Hauptkomponente (Gewichte der originalen Variablen) indizieren mit (im Vergleich zu den übrigens *Loadings*) signifikant größeren Werten eine starke negative Assoziation mit der Niederschlagsmenge des Regen-reichsten Monats und eine starke positive Assoziation mit der Niederschlagsmenge des trockensten Monats. Im Gegensatz dazu kann die globale Verteilung der Y-chromosomalen Intrapopulations-Diversitäten neben der Migrations-Distanz durch die Werte der fünften Hauptkomponente ( $1,231 \times 10^{-3}$ ;  $p_{\text{Y-DNA}} = 0,000$ ) erklärt werden, welche ihrerseits signifikant negativ mit der mittleren Niederschlags-



**Abb. 29: Zusammenhang zwischen genetischer Diversität und Migrations-Distanz**

Während die zur Verfügung stehenden Stichproben des Untersuchungsgebiets als rote Punkte dargestellt werden, erfolgt eine farbliche Codierung der untersuchten global verteilten Populationen in grau. **a:** Geographische Verteilung und Herkunft der Stichproben in den verwendeten genetischen Datensätzen. **b:** Darstellung der Zusammenhänge zwischen berechneter Intrapopulations-Diversität (Ordinate) und geschätzter Migrations-Distanz zum angenommenen afrikanischen Ursprungsort des modernen Menschen (*Homo sapiens*) in Nord-Sambia für die autosomalen (i), mitochondrialen (ii) und Y-chromosomalen Daten (iii). Darüber hinaus sind die Regressions-Geraden sowie ihre 95 %-Konfidenz-Intervalle dargestellt, um die Richtung des Zusammenhangs zwischen beiden Variablen innerhalb des pazifischen Untersuchungsgebiets (rot) im Vergleich zu den weltweit verteilten Populationen (grau) leichter zu erfassen.

menge und den Temperaturen des wärmsten und kältesten Monats am Herkunftsorts der Stichproben korreliert ist. Die für die autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Daten identifizierten Zusammenhänge zwischen den zuvor beschriebenen Prädiktoren und den entsprechenden Heterozygositäten erklären 41,6 %, 50,3 % und 57,1 % (Determinationskoeffizienten) der beobachteten weltweiten Diversitäts-Varianz.

Auf diese auf globaler Ebene auf die Intrapopulations-Heterozygositäten wirkenden unabhängigen Variablen (Migrations-Distanz für autosomal bestimmte Diversität, Migrations-Distanz und Werte der dritten Hauptkomponente für mtDNA-Heterozygositäten sowie Migrations-Distanz und Werte der fünften Hauptkomponente bei Y-chromosomalen Daten) wurden dann die Diversitäten der pazifischen Stichproben regrediert. Im Gegensatz zum globalen Trend zeigte sich dabei für die autosomalen sowie für die NRY-Daten ein positiver Zusammenhang zwischen Migrations-Distanz und Intrapopulations-Diversität innerhalb des pazifischen Untersuchungsgebiets (Steigungen:  $1,333 \times 10^{-5}$  sowie  $3,782 \times 10^{-6}$ ;  $p_{\text{autosomal}} < 0,001$ ,  $p_{\text{Y-chromosomal}} < 0,001$ ). Im Gegensatz hierzu läßt sich für die mitochondrial geschätzten Heterozygositäten abermals eine Reduzierung mit zunehmender Migrations-Distanz für die pazifischen Populationen erkennen (Parameter:  $-2,494 \times 10^{-5}$ ;  $p_{\text{mtDNA}} < 0,001$ ).

Darüber hinaus hat sich im Randomisierungs-Test für die Regression der mitochondrialen Daten gezeigt, daß für die pazifische Kohorte die Werte der dritten Hauptkomponente – im Gegensatz zu den entsprechenden Daten global verteilter Stichproben – keinen signifikanten Beitrag zur Erklärung der pazifischen Heterozygositäts-Variation liefert ( $p = 0,745$ ). Die Migrations-Distanz bleibt innerhalb des pazifischen Untersuchungsgebiets somit als alleiniger Prädiktor der Intrapopulations-Diversitäten übrig. Im Gegensatz hierzu trugen die Werte der fünften Hauptkomponente auf den potentiellen Selektions-Faktoren nicht nur signifikant zur Aufdeckung der glo-

balen Y-chromosomalen Heterozygositäts-Verteilung bei, sondern – neben der Migrations-Distanz – auch zur Erklärung der Diversitäts-Verteilung innerhalb der untersuchten pazifischen Insel-Populationen ( $p = 0,003$ ). Dabei wurde im additiven linearen Regressions-Modell eine Steigung von  $-8,271 \times 10^{-4}$  geschätzt.

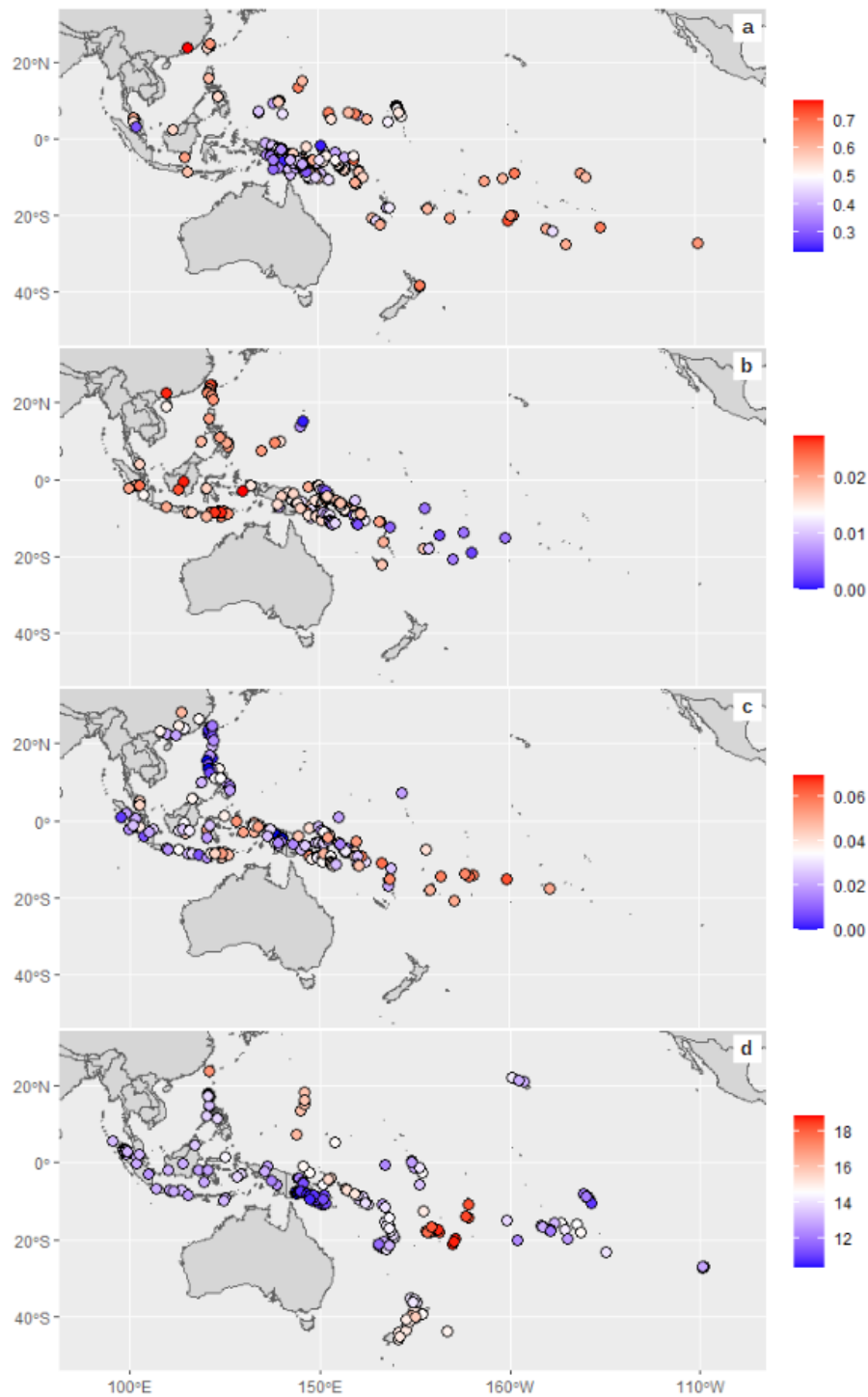
Die in den vorherigen Absätzen beschriebenen Modelle zur Aufdeckung der pazifischen Diversitäts-Verteilung erklärten entsprechend der (adjustierten) Determinationskoeffizienten insgesamt 11,3 % (autosomales Modell), 43,2 % (mitochondriales Modell) sowie 28,0 % (Y-chromosomales Modell) der Variation in der pazifischen Intrapopulations-Diversität. Zur graphischen Veranschaulichung der unterschiedlichen Steigungen der Modelle für die drei zuvor genannten Datensätze wurden in Abb. 29b die linearen Zusammenhänge zwischen der Diversität in den untersuchten Stichproben und der Migrations-Distanz für global verteilte (grau) sowie pazifische Populationen (rot) dargestellt. Diese zeigen auch den im Vergleich zu den autosomal und Y-chromosomal geschätzten Diversitäten widersprüchlichen Trend (abnehmende Diversitäts-Werte mit zunehmender Migrations-Distanz) für die mitochondrialen Daten bei pazifischen Populationen.

Die im Anschluß durchgeführten Kovarianz-Analysen zeigten zudem, daß sich die autosomalen ( $p < 0,001$ ) und mitochondrialen Modelle ( $p < 0,001$ ) und damit die kontinentale und pazifische Abhängigkeit der Diversitäts-Änderung von der Migrations-Distanz (Steigungen) signifikant voneinander unterscheiden. Auch in den Y-chromosomalen Modellen zeigte sich ein signifikanter Unterschied in den Steigungen für die Migrations-Distanz zwischen globalen und pazifischen Populationen ( $p < 0,001$ ). Zusätzlich unterscheidet sich hier jedoch auch die Wirkung der Hauptkomponenten-Werte zwischen diesen geographischen Gruppen ( $p = 0,002$ ).

### 3.2 GEOGRAPHISCHE DIVERSITÄTS-VERTEILUNG

#### 3.2.1 *Explorative Analyse*

In Abb. 30 sind die geschätzten Intrapopulations-Diversitäten der untersuchten pazifischen Populationen in ihrem geographischen Kontext dargestellt. Dabei zeigen die Heterozygositäten der autosomalen Marker (Abb. 30a), daß die Diversität der Populationen Zentral-Neuguineas am niedrigsten ist. Lediglich die Stichproben der peripheren papuanischen Populationen an der Nord- und Südost-Küste Papua-Neuguineas weisen leicht höhere Diversitäten auf, wodurch sich diese Entitäten von den Entitäten der zentralen Regionen Neuguineas abgrenzen. Generell zeigen jedoch die peripheren Populationen des Untersuchungsgebiets (nämlich des südostasiatischen Festlands, der Inseln Mikronesiens sowie v. a. Polynesiens) deutlich größere Diversitäts-Werte. Der größte Wert der Heterozygosität wurde dabei



**Abb. 30: Pazifische Intrapopulations-Diversitäten im geographischen Kontext**

Die untersuchten und entsprechend ihrer Georeferenz dargestellten Populationen bzw. Individuen (Punkte) wurden entsprechend der geschätzten Diversitäten farblich codiert (vgl. Farbskala neben den Karten). Dabei wurden die anhand autosomaler (a), mitochondrialer (b), Y-chromosomaler Merkmale (c) sowie phänotypischer Varianzen (d) geschätzten Diversitäten dargestellt.

an der Küste des südchinesischen Meeres sowie innerhalb der zentral- und westpolynesischen Populationen (Cook-Inseln, Großraum um Samoa und Tonga) beobachtet.

Im Gegensatz zur autosomalen Verteilung der Intrapopulations-Diversitäten zeichnet sich für die mitochondrialen Daten eher ein West-Ost-Gefälle ab (Abb. 30b), bei dem in der Tendenz die westlichsten Populationen (der Küste Südost-Asiens sowie der Inseln Südost-Asiens) am diversesten sind. Im Gegensatz dazu sind die polynesischen Entitäten (sowie die nördlichsten Stichproben der mikronesischen Marianen) kaum mtDNA-divers. Tatsächlich findet sich die geringste Diversität innerhalb der Marianen-Inseln wieder, und die größte Diversität in den Inseln Südost-Asiens (Borneo und Kleine Sunda-Inseln). Die untersuchten Populationen Neuguineas weisen für die mitochondrialen Daten eine mittlere Diversität auf, wobei diese tendenziell zu den Küsten Nord- und Südost-Papua-Neuguineas hin weiter abnehmen.

Die als Heterozygositäten (in der probabilistischen Interpretation) geschätzten Y-chromosomalen Diversitäten (vgl. Abb29c) stellen sich für die Entitäten entlang der Küste des südostasiatischen Festlands (im Vergleich zu den Stichproben des restlichen pazifischen Untersuchungsgebiets) als intermediär dar. Die Entitäten der sich an diese Populationen anschließenden Inseln Südost-Asiens (indonesische und philippinische Inseln sowie Taiwan) zeigen eine stark verringerte Diversität (mit einem Minimum auf den Philippinen), die jedoch in den westindonesischen Inseln (Kleine Sunda-Inseln) bis hin zur Vogelkopf-Halbinsel West-Papuas wieder ansteigt. Danach fällt bis Zentral-Neuguinea die Diversität abermals auf ein niedriges Niveau. Erst zur Nord- und Südost-Küste Papua-Neuguineas finden sich wieder in der Tendenz diversere Populationen. Von den melanesischen Inseln bis hin nach Polynesien steigt die Diversität wieder, wobei sie in Zentral-Polynesien (westliches Polynesien und Cook-Inseln) ihr Maximum innerhalb des pazifischen Untersuchungsgebiets erreicht.

Die morphologische Diversität, welche anhand der Varianz der verwendeten kranio-metrischen Variablen berechnet wurden, weist ebenfalls sehr kleine Werte in Neuguinea auf, die in der Tendenz bis Fidschi, Samoa und Tonga hin größer werden, und dann zu den peripheren Gebieten Polynesiens hin wieder auf intermediäre Werte absinken. Ähnlich wie für die autosomalen und Y-chromosomalen Marker, indiziert auch die Kraniologie der Bewohner der Marianen eine (im Vergleich zu den umliegenden Regionen) erhöhte Diversität.

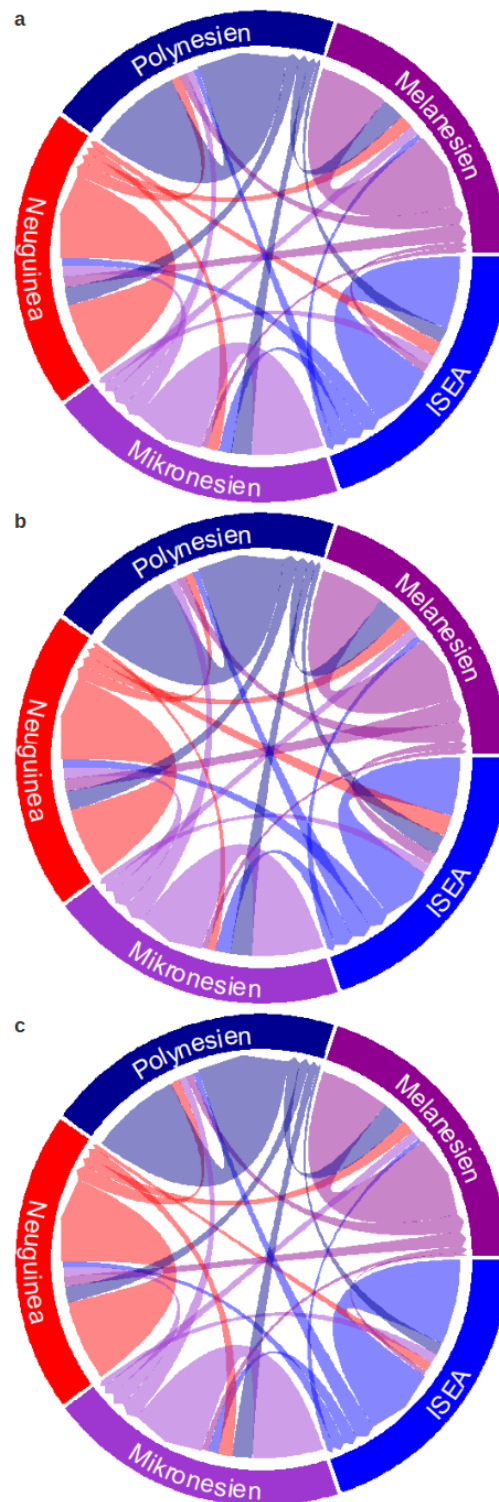
### 3.2.2 Modellierung der geographischen Diversitäts-Verteilung

Mit Hilfe ancestraler Inter- und Intrapopulations-Diversitäten wurden die Mutationsraten und Migrations-Matrizen für insgesamt 27 pazifische Populationen geschätzt, welche die heute beobachtbare Diversität



autosomaler, mitochondrialer und Y-chromosomaler Marker bestmöglich erklären. Die  $27 \times 27 = 729$  Einträge der Migrations-Matrizen (für jeden der drei Datensätze) sind in dem der vorliegenden Arbeit beige-fügten elektronischen Anhang hinterlegt (#11 – #13). (Dort sind neben dem im Rahmen des ABC-Ansatzes gefundenen besten Parameter-Wert auch der geschätzte optimale Wert sowie das 95 %-Konfidenz-Intervall der Migrationsrate angegeben.) Dabei wurde eine autosomale Mutationsrate von  $8,592 \times 10^{-4}$  [ $7,860 \times 10^{-4}$ ;  $9,261 \times 10^{-4}$ ], eine mtDNA-Mutationsrate von  $6,832 \times 10^{-3}$  [ $6,814 \times 10^{-3}$ ;  $6,853 \times 10^{-3}$ ] sowie eine Mutationsrate für die Y-chromosomalen Daten von  $5,078 \times 10^{-3}$  [ $5,047 \times 10^{-3}$ ;  $5,103 \times 10^{-3}$ ] geschätzt (Schätzer und 95 %-Konfidenz-Intervall). Mit Hilfe dieser Mutations- und unter den für die einzelnen Datensätze geschätzten Migrationsraten wurden  $R^2$ -Werte von 0,593 (autosomal), 0,684 (mitochondrial) und 0,774 (Y-chromosomal) erhalten. Diese Determinationskoeffizienten indizieren, daß (über alle drei Datensätze hinweg) die identifizierten Migrations- und Mutationsraten einen moderaten bis hohen Anteil (von 59 % bis 77 %) an der Gesamtvariabilität der pazifischen Intrapopulations-Diversitäten zu erklären im Stande sind. Einen Eindruck über die geschätzten Migrationsraten geben die Teil-Abbildungen von Abb. 31 wieder. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurden dort die Migrationsraten der in der Schätzung involvierten 27 pazifischen Populationen zu den als Kreissegmente dargestellten Kulturarealen zusammengefaßt.

Trotz der Zusammenfassung der populationspezifischen Migrationsraten zu Migrationsraten übergeordneter Regionen des Untersuchungsgebiets, lassen sich doch einige Unterschiede zwischen den Teil-Abbildungen ausmachen, welche nachfolgend erörtert werden: Beispielsweise indizieren die nach Quantität der Emigranten und Immigranten der Gesamt-Kohorte absteigend sortierten, Migration-indizierenden Pfeile, daß ein asymmetrischer Fluß von Migranten zwischen den Inseln Südost-Asiens (ISEA) und Polynesien vorliegt. Dieser äußert sich darin, daß nach der Schätzung auf Grundlage der Autosomen und des Y-Chromosoms der zweitgrößte Anteil an Immigranten aus ISEA nach Polynesien migriert, jedoch die aus Polynesien stammenden Immigranten in ISEA die kleinste Gruppe polynesischer Emigranten (nach den Schätzern aus allen drei Datensätzen) darstellen. Lediglich anhand der mitochondrialen Daten scheint ein geringerer Anteil an Migrantinnen von den Inseln Südost-Asiens aus in Polynesien angelangt zu sein. Einen weiteren wichtigen Beitrag zum heutigen Genom der Polynesier scheinen (sowohl nach dem Rang der Emigranten als auch dem der Immigranten) aus Neuguinea und Melanesien stammende Individuen geleistet zu haben. Zuletzt indizieren die Migrationsraten zwischen mikronesischen und polynesischen Populationen auch eine enge anthropologische Vergesellschaftung Mikronesiens mit Polynesien, die sich insbesondere durch einen großen Anteil mikronesischer Emigranten darstellt. Der Anteil an Migranten



**Abb. 31: Migrationskarten für die Kulturreale des Untersuchungsgebiets**

Dargestellt sind die geschätzten mittleren Anteile der in jeder Generation aus jedem Kulturreal (Kreissegmente) emigrierenden und in jede Gruppe immigrierenden Individuen, bemessen an den im verwendeten Modell zur Schätzung zugrunde gelegten Populationsgrößen. Sowohl die Anteile der emigrierenden als auch der immigrierenden Individuen wurden in den Teil-Darstellungen absteigend sortiert. Dabei wurden die auf Grundlage der autosomalen Daten (a), mitochondrialen Charakteristika (b) und Y-chromosomalen Marker (c) geschätzten Migrationsraten visualisiert.

von Polynesien nach Mikronesien wurde jedoch als geringer geschätzt und indiziert damit ebenso asymmetrische Beziehungen. Unter den polynesisch-stämmigen Immigranten in Mikronesien stellen (nach den Modell-Schätzungen) weibliche Individuen einen scheinbar größeren Anteil als männliche Migranten dar.

Die melanesischen Populationen zeichnen sich sowohl durch einen großen Anteil von Immigranten aus den benachbarten Regionen Neuguineas als auch Polynesiens aus. Im Gegensatz zu den polynesischen Entitäten scheinen Immigranten aus dem Gebiet der Inseln Südost-Asiens – ausgehend von der vorgefundenen untergeordneten relativen Migrationsrate – nur einen geringen direkten Beitrag zum Genpool der Melanesier geleistet zu haben. In ähnlich geringem Maße stellt sich auch der Anteil mikronesischer Immigranten innerhalb der Inseln Melanesiens (Fidschi, Neukaledonien, Salomonen und Vanuatu) dar.

Anhand der geschätzten Migrationsraten wird zudem ersichtlich, daß Mikronesien im Wesentlichen durch einen Influx papuanischer (syn. neuguineanischer) und polynesischer Individuen geprägt wurde. Immigranten von den Inseln Südost-Asiens und den melanesischen Inseln scheinen den autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomal Genpool der Mikronesier hingegen nur untergeordnet geprägt zu haben. Wie sich aus den geschätzten Migrationsraten zwischen den im Modell betrachteten 27 Populationen (die im elektronischen Anhang zur vorliegenden Arbeit wiedergegeben sind; #11 – #13) entnehmen läßt, scheinen lediglich die Populationen Palaus und der Marianen einen höheren Anteil an Migranten aus ISEA erfahren zu haben.

### 3.2.3 *Zusammenhang zwischen Migrationsraten und geodätischer Distanz*

Um Rückschlüsse über das allgemeine Migrations-Verhalten und die Dynamik des Migrations-Geschehens innerhalb des gesamtpazifischen Untersuchungsgebiets zu gewinnen, wurden die geschätzten Migrationsraten zwischen den modellierten Populationen im Kontext der dabei zurückgelegten Migrations-Distanz (geschätzt als geodätische Distanz auf dem WGS84-Ellipsoiden) betrachtet. Dabei hat sich rein explorativ gezeigt, daß der Zusammenhang zwischen beiden Variablen gut durch eine rationale Funktion der Form  $\frac{\alpha}{\beta + \gamma \times \text{Migrations-Distanz}}$  beschrieben werden kann. Die zur optimalen Anpassung der Funktion an die autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomal Migrationsraten geschätzten Parameter-Werte sind in Tab. 12a wiedergegeben. Sie zeigen, daß die mit Hilfe des Nelder-Mead-Verfahrens approximierten Variablen-Werte  $\alpha$ ,  $\beta$  und  $\gamma$  über die Datensätze hinweg recht ähnlich sind. Die Schätzer für die autosomalen Migrationsraten liegen dabei stets zwischen den Parameter-Werten der mitochondrialen und Y-chromosomal Datensätze. Die mit Hilfe von Randomisierungs-Tests geschätzten p-Werte zum Testen auf Unterschiede in den Parameter-

Werten legen den Schluß nahe, daß sich die Zusammenhänge zwischen der Migrationsrate und -Distanz nicht signifikant zwischen den Datensätzen unterscheiden (vgl. Tab. 12b). Dies bedeutet jedoch nur, daß für beide Geschlechter die Wahrscheinlichkeit für eine Migration über eine bestimmte Distanz im Mittel gleichwahrscheinlich ist, nicht jedoch daß es keine populationsspezifischen Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Migrationsraten gibt (vgl. angegebene Migrationsraten-Schätzer im elektronischen Anhang; #11 – #13).

**Tab. 12: Parameter der Funktion zur Beschreibung der Migrations-Dynamik**

a	Parameter	$\alpha$	$\beta$	$\gamma$
	autosomal	2,050	4,483	0,040
	mtDNA	1,257	3,005	0,023
	Y-DNA	2,619	5,464	0,052

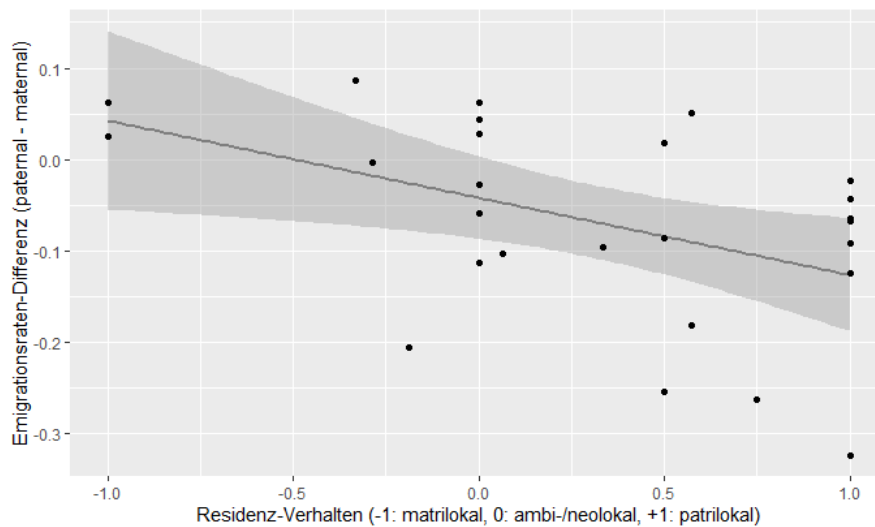
b	p-Werte ( $\alpha$ )	mtDNA	Y-DNA
	autosomal	0,552	0,345
	mtDNA		0,293

p-Werte ( $\beta$ )	mtDNA	Y-DNA
autosomal	0,439	0,384
mtDNA		0,332

p-Werte ( $\gamma$ )	mtDNA	Y-DNA
autosomal	0,414	0,586
mtDNA		0,420

**a:** Geschätzte Parameter-Werte für den Zusammenhang zwischen den autosomal, mitochondrial und Y-chromosomal geschätzten Migrationsraten und der Migrations-Distanz. **b:** Ergebnisse (p-Werte) der paarweisen Randomisierungs-Tests auf Unterschiedlichkeit der Parameter-Werte  $\alpha$ ,  $\beta$  und  $\gamma$  zwischen den Datensätzen.

Insgesamt ist der Zusammenhang zwischen den berechneten Migrations-Distanzen und den mit Hilfe des Modells geschätzten Migrationsraten vergleichbar mit der aus empirisch beobachteten Kanufahrten indigener Polynesier abgeleiteten Dynamik (vgl. Abb. 24b, S. 170). Nach Normierung der Migrationsraten zeigt sich jedoch, daß der „Scheitelpunkt“ der Funktion (Punkt mit einer lokalen Steigung von -1,000) der mit dem Modell geschätzten Migrationsraten erst später eintritt (vgl. Abb. B.6 des Anhangs). Aus der Form der Funktion läßt sich somit ersehen, daß Migrationen über kurze Distanzen (und somit zu benachbarten Populationen und benachbarten Inseln) sehr stark gegenüber Migrationen über weite Strecken hinweg bevorzugt werden.



**Abb. 32: Residenz-Verhalten und Emigrationsraten-Differenz**

Dargestellt ist die Abhängigkeit der Differenz paternal und maternal geschätzter Emigrationsraten vom recherchierten Residenz-Verhalten der untersuchten Populationen. Neben den populationsspezifischen Datenpunkten sind zudem die Regressions-Gerade (dunkelgraue Linie) sowie ihre 95 %-Konfidenz-Region (graues Band) eingezeichnet. (Der Datenpunkt für die Austral-Inseln entfällt, da keine Daten zum Residenz-Verhalten ihrer Bewohner ermittelt werden konnte.)

#### 3.2.4 Differenz Geschlechts-spezifischer Migrationsraten und Residenz-Verhalten

Ein Vergleich der für die Geschlechts-spezifischen Marker (mitochondriale und Y-chromosomale SNPs und Indels) geschätzten Migrationsraten einzelner Populationen zeigt, daß sich diese (nach Maßgabe der 95 %-Konfidenz-Intervalle individueller Migrationsraten) signifikant voneinander unterscheiden können. Daraus läßt sich folgern, daß sich innerhalb einzelner pazifischer Populationen auch die Emigrationsraten für Frauen und Männer voneinander signifikant unterscheiden können. Um zu eruieren, ob diese Differenz der paternalen und maternalen Emigrationsraten signifikant mit den in Tab. 11 (S. 216 – 217) gegebenen Residenz-Werten korreliert ist, wurde diese Differenz auf den letztgenannten Werten regrediert (Abb. 32).

In der hierfür durchgeführten einfachen linearen Regressions-Analyse wurde ein zwar signifikanter Zusammenhang (Steigung =  $-0,084$ ,  $t = -2,549$ ,  $p = 0,018$ ) zwischen der Emigrationsraten-Differenz und dem Residenz-Verhalten vorgefunden, der sich aufgrund des niedrigen Determinationskoeffizienten von  $R^2 = 0,213$  jedoch als schwach beschreiben läßt. Der Achsenabschnitt der linearen Regressions-Funktion ( $-0,041$ ,  $t = -1,900$ ,  $p = 0,070$ ) weicht nicht signifikant von  $0,000$  ab. Die Prämissen für die Gültigkeit dieser Signifikanz-Tests für die Steigung und den Achsenabschnitt wurden mit Hilfe eines Shapiro-Wilk- und eines Breusch-Pagan-Tests überprüft. Sie ergaben, daß die Re-

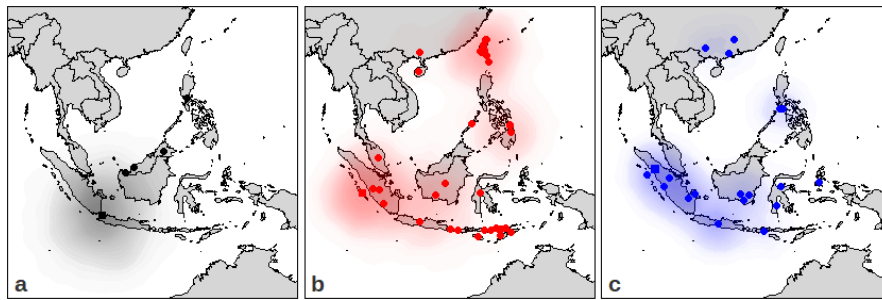
siduen der Regression normalverteilt ( $W = 0,923$ ,  $p = 0,053$ ) und homoskedastisch ( $BP = 1,402$ ,  $p = 0,237$ ), d. h. ihre Varianz unabhängig von der unabhängigen Variablen (Residenz-Werte), sind.

### 3.3 AIM-DIVERSITÄT UND URSPRUNGSORT AUSTRONESISCHER OZEANIER

Um den wahrscheinlichen, d. h. potentiellen, Ursprungsort der Vorfahren austronesischer Kolonisten *Remote Oceanias* zu identifizieren, wurden zunächst – ausgehend von potentiellen Kandidaten-Populationen – austronesisch-ancestral informative Marker (AIMs) in jeder Stichprobe potentieller Ursprungs-Populationen ISEAs identifiziert. Die Diversität dieser AIMs in über das pazifische Untersuchungsgebiet verteilten Stichproben wurde schließlich mit der Migrations-Distanz einer jeden Population-repräsentierenden Stichprobe zur potentiellen Ursprungs-Population korreliert. Unter den (für die unterschiedlichen Ursprungsorte) identifizierten signifikanten Korrelationen fand sich für die autosomalen und Y-chromosomalen Daten die Korrelation mit dem kleinsten Rang-Korrelationskoeffizienten (mit  $\rho = -0,597$ ,  $p < 0,001$  und  $\rho = -0,631$ ,  $p < 0,001$ ) für indonesische Ursprungs-Populationen. Lediglich für die mitochondrialen Daten wurde mit  $\rho = -0,700$  der kleinste Korrelationskoeffizient innerhalb der Salomonen (auf der Insel Makira) gefunden. Aufgrund der zuvor beschriebenen Erkenntnisse zum Entstehungsort der austronesischen Sprache und Kultur (vgl. „Hintergrund“, S. 234) ist jedoch davon auszugehen, daß der Ursprungsort der pazifischen Austronesier innerhalb des Gebiets der Inseln Südost-Asiens zu suchen ist. Der niedrigste Korrelationskoeffizient innerhalb ISEAs ergab für die mitochondrialen Daten  $\rho = -0,626$  ( $p = 0,002$ ).

Wie die Positionen der als Quadrate in den Teil-Abbildungen von Abb. 33 dargestellten Georeferenzen der Populationen mit den niedrigsten signifikanten Korrelationskoeffizienten zeigen, liegen die als meist plausibel geschätzten Ursprungsorte der (rezenten) Austronesier Ozeaniens innerhalb der südindonesischen Inseln nahe zusammen: Während eine an der West-Spitze der Insel Java gelegene Population anhand der Diversität der verfügbaren austronesisch-ancestral informativen (autosomalen) HLA-Marker die stärkste negative Korrelation mit der Migrations-Distanz zu dieser Entität ausbildete, wurden als äquivalente Orte anhand der mitochondrialen und Y-chromosomalen Daten zwei Populationen Sumatras identifiziert.

In Abb. 33 wurden darüber hinaus die anhand aller verfügbaren Stichproben von Populationen ISEAs geschätzten negativen Rang-Korrelationskoeffizienten geographisch interpoliert, um (nicht nur anhand des meist negativen Schätzers sondern auf Grundlage aller Daten) potentielle Ursprungsorte im geographischen Kontext hervorzuheben. Während die HLA-Daten (Abb. 33a) lediglich die Regionen



**Abb. 33: Potentieller Ursprungsort der Bewohner *Remote Oceanias***

Die in den Teil-Abbildungen dargestellten Punkte repräsentieren die innerhalb der Inseln Südost-Asiens identifizierten Populationen, für welche im Vergleich mit den papuanischen Proxy-Populationen (Hochland Papua-Neuguineas) ancestral informative Marker (AIMs) identifiziert wurden. Die mit der Diversität der AIMs dieser potentiellen Ursprungs-Populationen ermittelten Spearman-Rang-Korrelationskoeffizienten wurden interpoliert, um den wahrscheinlichen (plausibelsten) Ursprungsort der rezenten Bewohner *Remote Oceanias* graphisch darzustellen (graue, rote und blaue Schraffur in den Teil-Abbildungen). Die Population, für welche der stärkste negative Rang-Korrelationskoeffizient dabei gefunden wurde, wurde jeweils als Quadrat dargestellt. Die Teil-Abbildungen zeigen die Ergebnisse für die autosomalen (HLA-)Daten (a), die mitochondrialen (b) sowie die Y-chromosomalen SNPs und Indels (c).

der West-Spitze Javas und Südost-Spitze Sumatras als plausible Ursprungsorte erscheinen lassen, finden sich für die mitochondrialen Daten (Abb. 33b) mehrere Kandidaten-Regionen: Ein rot gefärbtes Cluster findet sich dabei über Sumatra, Java und die Südseite Borneos verteilt, wobei die größten negativen Werte (auch im Vergleich zu den nachfolgend erwähnten Clustern) im Bereich Sumatras vorgefunden werden können. Darüber hinaus finden sich auch für die Region um Taiwan die zweitstärkste Farbintensität und damit nur geringfügig größere negative Korrelationskoeffizienten als für die Region Sumatras. In geringerer Intensität findet sich aber auch ein plausibler Ursprungsort der austronesischen Populationen Ozeaniens auf den südlichen Inseln der Philippinen. Trotz zahlreicher Stichproben von den kleinen Sunda-Inseln, wurden für diese keine signifikanten negativen Korrelationen detektiert. Obwohl auch für die Y-chromosomalen Daten AIMs für zahlreiche Populations-Stichproben von den Inseln Südost-Asiens und des angrenzenden südchinesischen Festlands gefunden wurden, indiziert auch hier die Interpolation der Korrelationskoeffizienten lediglich für das Gebiet um Sumatra und Java wahrscheinliche Herkunfts-Regionen der pazifischen Austronesier, wobei die höchsten Werte auf Sumatra gefunden wurden (Abb. 33c).

In ihrer Gesamtheit indizieren die AIMs der drei genetischen Datensätze also mit stärksten negativen Spearman-Korrelationskoeffizienten um Sumatra (und Java), daß auf diesen indonesischen Inseln der potentielle Ursprungsort der Austronesier lag, von welchem aus der Vorstoß nach *Remote Oceania* (nach der austronesischen Expansion in-

nerhalb ISEAs) begann. In der Überblendung der interpolierten Werte für jeden Datensatz, findet sich die höchste Mischintensität der Farben in der Region Sumatras, deren darüber liegende Südost-Küste der malaiischen Halbinsel am nächsten kommt.



## ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE UND DISKUSSION

---

### 4.1 PAZIFISCHE DIVERSITÄT IM KONTEXT DER OUT OF AFRICA-MIGRATION

In den ersten beiden Jahrzehnten des 21. Jahrhunderts wurde für zahlreiche humangenetische Marker-Systeme eine negative Korrelation zwischen der geographischen Entfernung zum vermeintlichen Entstehungsort des *Homo sapiens* sowie der Diversität dieser Marker innerhalb menschlicher Populationen festgestellt. Der Zusammenhang zwischen kleiner werdenden Intrapopulations-Diversitäten mit zunehmender Migrations-Distanz lässt sich dabei durch die Wirkung sequentieller Gründer-Effekte in unterschiedlicher Quantität erklären, die von den Vorfahren der rezenten Populations-Mitglieder seit Beginn der *Out of Africa*-Migration durchlaufen wurden. Da nach Handley et al. (2007) eine Abweichung der Diversitäten einzelner Populationen oder Populations-Gruppen von dem allgemein beobachtbaren, weltweiten Trend, Rückschlüsse auf signifikant abweichende Besiedlungs-Dynamiken zulässt, sollte – um gegebenenfalls weitere Rückschlüsse auf die Besiedlung des Süd-Pazifiks ziehen zu können – der innerhalb Ozeaniens beobachtbare Zusammenhang zwischen Migrations-Distanzen (nach Afrika) und Intrapopulations-Diversitäten mit dem weltweit verteilter Populationen verglichen werden. Hierzu wurden zunächst für die nicht-pazifischen Populationen multiple lineare Regressionen durchgeführt, um die Diversitäten (geschätzt als Heterozygositäten) ihrer autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Marker durch die geschätzten Migrations-Distanzen und den im Rahmen des zweiten Teils dieser Arbeit verwendeten potentiellen Selektions-Faktoren vorherzusagen. Die in den besten dieser Regressions-Modelle enthaltenen Prädiktoren wurden dann in Regressions-Modellen zur Vorhersage der pazifischen Marker-Diversitäten verwendet. Zuletzt wurden schließlich die Modelle für die weltweiten und pazifischen Diversitäts-Trends der drei genetischen Daten im Rahmen einer Kovarianz-Analyse verglichen. Abb. 29b (S. 240) zeigt eine graphische Gegenüberstellung der globalen sowie pazifischen Intrapopulations-Diversitäten (geschätzt aus den drei genetischen Datensätzen) und der von diesen Populationen zurückgelegten Migrations-Distanz (als alleinigem Prädiktor).

Über alle Datensätze hinweg enthielten die so identifizierten Modelle, welche am besten im Stande waren, die globale Diversitäts-Verteilung zu beschreiben, allesamt die Migrations-Distanz als Prä-

diktor. Dies entspricht ganz der Erwartung, daß die Anzahl der von den Vorfahren einzelner rezenter Populations-Mitglieder durchlaufenen Gründer-Effekte mit der zurückgelegten Migrations-Distanz korreliert ist, und zeigt im Rückschluß gleichzeitig, daß (global gesehen) die Reduktion der Diversität durch hintereinander gestaffelte Gründer-Effekte den vermutlich wichtigsten Beitrag zur beobachtbaren weltweiten Verteilung von Intrapopulations-Heterozygotitäten leistete. Dementsprechend zeigte sich durch signifikante Steigungskoeffizienten für die Migrations-Distanz in allen globalen Modellen eine Abnahme der Diversität mit der Entfernung zu Afrika. Für die Modelle der geschlechtsspezifischen, haploiden Marker (mtDNA und Y-DNA), konnten zudem signifikante Beiträge einiger betrachteter Selektions-Faktoren zur Aufklärung der weltweiten Diversitäts-Verteilung identifiziert werden. Die im Rahmen dieser Untersuchungen identifizierten Regressions-Modelle für die autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Daten sind im Stande, mittlere Anteile der global beobachtbaren Diversitäts-Verteilung zu erklären ( $R^2_{\text{autosomal}} = 0,416$ ,  $R^2_{\text{mtDNA}} = 0,503$ ,  $R^2_{\text{Y-DNA}} = 0,571$ ). Dies mag darauf hinweisen, daß weitere, nicht erfaßte Faktoren bei der Ausbildung dieser Verteilung eine Rolle spielten. Ähnlich hohe Determinationskoeffizienten wurden aber auch von Prugnolle et al. (2005a) in ihrer Analyse verschiedener HLA-Gene gefunden, deren Diversität sie durch die geschätzte zurückgelegte Migrations-Distanz und unterschiedliche *Pathogen Richnesses* zu erklären versuchten. Balloux et al. (2009) konnten hingegen teilweise noch deutlich geringere Anteile in der Gesamt-Variabilität der globalen mtDNA- und Y-DNA-Diversitäten durch die Migrations-Distanz im Zusammenhang mit verschiedenen Klima-Variablen erklären. Unter Berücksichtigung dieser Beobachtungen könnten die im Rahmen der vorliegenden Arbeit identifizierten mäßigen (mittleren) Determinationskoeffizienten ggf. auch durch eine Prozess-inhärente hohe Variabilität (z. B. durch Variabilität der Anzahl an Gründer-Individuen oder nicht im Modell mitberücksichtigte mögliche Rück-Migrationen oder Migrationen über die Initial-Besiedlung hinaus) erklärbar sein.

Während nach den Ergebnissen für die weltweit verteilten, globalen Populationen, die autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Intrapopulations-Heterozygotitäten tendenziell mit zunehmender Migrations-Distanz abnehmen, wurde ein solcher Zusammenhang innerhalb des pazifischen Untersuchungsgebiets lediglich für die mitochondrialen Marker beobachtet. Zwar zeigte sich auch eine signifikante (lineare) Abhängigkeit der autosomalen und Y-chromosomalen Diversitäten von der von Afrika zurückgelegten Migrations-Distanz, jedoch erwiesen sich hier die entsprechenden Regressions-Koeffizienten als positiv. Insgesamt scheinen die pazifischen Modelle weniger Anteile an der Gesamt-Variabilität der betrachteten Diversitäten innerhalb des Südpazifiks erklären zu können, was sich besonders an dem nied-

rigen Determinationskoeffizienten für das autosomale Modell zeigt ( $R^2_{\text{autosomal}} = 0,113$ ,  $R^2_{\text{mtDNA}} = 0,432$ ,  $R^2_{Y\text{-DNA}} = 0,280$ ). Ursächlich hierfür könnte beispielsweise der an den Rändern zu Neuguinea wirkende Genfluß zwischen Austronesiern und Papuanern gewesen sein.

Im Rahmen der Kovarianz-Tests, in welchen die Parameter der Regressions-Modelle für die global verteilten Stichproben denen für den süd pazifischen Trend gegenübergestellt wurden, zeigten sich zudem besonders für die Abhängigkeiten der Intrapopulations-Diversitäten von der Migrations-Distanz signifikante Unterschiede (jeweils  $p < 0,001$ ). Generell können Unterschiede in der Abhängigkeit der Heterozygotität von der zurückgelegten Migrations-Distanz für identische Marker auf die Wirkung sich unterscheidender selektiver Drücke hinweisen (Handley et al. 2007, Prugnolle et al. 2005a, Qutob et al. 2012). Daß dies für die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Marker der Fall sein könnte und somit gegebenenfalls nicht alle Selektions-Drücke in den multiplen linearen Modellen für das pazifische Untersuchungsgebiet berücksichtigt wurden (da für die ozeanischen Stichproben-Diversitäten lediglich die auf globaler Ebene identifizierten Selektions-Wirkungen einbezogen wurden), könnte durch die sich zwischen dem globalen Modell und dem pazifischen signifikant voneinander unterscheidende Wirkung einer Selektions-Hauptkomponente ( $p = 0,002$ ) indiziert sein. Da sich im Rahmen der zuvor in dieser Arbeit durchgeführten Untersuchungen jedoch nur geringer selektiver Einfluß auf die pazifischen Marker zeigte, könnten die sich zwischen dem globalen und pazifischen Trend signifikant voneinander unterscheidenden Abhängigkeiten von der zurückgelegten Migrations-Distanz alternativ auch durch den Besiedlungs-Prozessen inhärente unterschiedliche Parameter erklärt werden (vgl. Handley et al. 2007). Beispielsweise hätte in der frühen Phase der Besiedlung Ozeaniens das die verschiedenen Inseln und Archipele voneinander trennende Meer als starke Migrations-Barriere wirken können, so daß Migrationen nur sehr bedingt möglich waren (vgl. Derricourt 2005, Leatherman 1983). Sobald jedoch nautische, navigatorische und seefahrerische Fähigkeiten erlernt wurden, konnten Migrationen über weite Distanzen in kurzer Zeit relativ sicher zurückgelegt werden. So können theoretisch auch größere Gründer-Populationen etabliert werden (vgl. unterschiedliche Schätzer für die Größe der Gründer-Populationen von Sahul, z. B. Bradshaw et al. 2019, und Maori, z. B. Murray-McIntosh et al. 1998, bezogen auf die angegebenen Zeiträume und Größe der Siedlungsräume). Aber auch der Initial-Besiedlung nachfolgende Migrationen, die mit einem Genfluß sich genetisch stärker voneinander unterscheidender Populationen einhergehen, könnten zur Steigerung der Intrapopulations-Heterozygotitäten geführt haben und so beispielsweise die mit zunehmender Migrations-Distanz zunehmenden autosomalen und NRY-Diversitäten der Ozeanier er-

klären. Die stärkere Reduktion (im Vergleich zum globalen Trend) der mtDNA-Diversität könnte hingegen auch durch zusätzliche genetische Flaschenhälse erklärt werden, welche die Zahl der frühen weiblichen Siedler *Remote Oceanias* reduzierten. Die Wirkung von Flaschenhals-Effekten auf die aus den Inseln Südost-Asiens in *Remote Oceania* ankommenden Frauen wurde beispielsweise bereits von Hagberg (1997) oder Melton et al. (1998) diskutiert und könnte auch erklären, weshalb innerhalb Polynesiens das Polynesische Motiv die überdominante mtDNA-Haplogruppe darstellt.

Nach Maßgabe der Regressionen der Intrapopulations-Diversitäten der autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomal Datenätze gegen die geschätzte Migrations-Distanz, einem Zusammenhang, der bereits in zahlreichen früheren Arbeiten für verschiedenste Marker gezeigt wurde und somit eine valide Grundlage für den hier gewählten Untersuchungs-Ansatz sein sollte, ergab sich für die global verteilten Populationen – wie erwartbar – eine Abnahme der Heterozygositäten mit zunehmender geographischer Distanz zum angenommenen afrikanischen Ursprungsort der Menschheit. Ein solcher Trend war auch mitochondrial für die pazifischen Entitäten erkennbar. Konträr hierzu zeigte sich jedoch ein inverser Trend auf Grundlage der autosomalen sowie Y-chromosomal Marker. Dieser Befund stellt somit einen weiteren scheinbaren physisch-anthropologischen Widerspruch für das Untersuchungsgebiet dar. Darüber hinaus konnten sich unterscheidende Stärken des Einflusses der geographischen Distanz auf die Diversitäts-Schätzer nachgewiesen werden, welche darauf verweisen, daß sich verschiedene populationsgenetische Parameter und Ereignisse einerseits zwischen weltweiten und pazifischen Populationen und andererseits für die männlichen und weiblichen Siedler des ozeanischen Untersuchungsgebiets in (Teilen) der Vergangenheit unterschieden haben müssen.

#### 4.2 GEOGRAPHISCHE DIVERSITÄTS-VERTEILUNG

##### 4.2.1 *Explorative Analyse*

Um die im Rahmen der Regression von Intrapopulations-Heterozygositäten auf Migrations-Distanzen zu Afrika identifizierten unterschiedlichen Trends in der Diversität pazifischer Entitäten näher zu untersuchen, wurden die Diversitäts-Schätzer der untersuchten pazifischen Stichproben nach ihrer relativen Quantität unterschiedlich farblich codiert im geographischen Kontext dargestellt (vgl. Abb. 30, S. 243). Daraus ist ersichtlich, wie diese unterschiedlichen Muster, entsprechend der Besiedlung Ozeaniens, einem Transekt von Westen nach Osten bzw. zu den peripheren Regionen des Untersuchungsgebiets hin folgend, variieren: So zeigt sich für die autosomalen Daten (vgl. Abb. 30a) die größte Diversität in den peripheren Regionen des Untersuchungs-

gebiets, nämlich (neben höheren Werten in Süd-China und den Inseln Südost-Asiens) besonders in Mikronesien und Zentral-Polynesien, wo der höchste Werte der Intrapopulations-Heterozygotität für eine Stichprobe von den Cook-Inseln erreicht wurde. Als autosomal wenig divers stellen sich hingegen die Populationen Neuguineas dar. Hier gibt es lediglich an vereinzelter Stellen entlang der Nord- und Südost-Küste (und damit in Regionen, in denen heute noch austronesische Sprachen gesprochen werden, vgl. Abb. 2, S. 10) geringfügig höhere Diversitäten. Dies könnte ein Indiz dafür sein, daß in diesen Regionen Papua-Neuguineas aufgrund einer genetischen Durchmischung der indigenen Papuaner mit den ins papuanische Siedlungsgebiet eindringenden Austronesiern, welche dort die austronesischen Sprachen zurückließen, die Diversität gesteigert wurde. Auch daß in West- bzw. Zentral-Mikronesien und Polynesien hohe Diversitäten vorfindbar sind, könnte – besonders für das letztgenannte Siedlungsgebiet – gut durch eine Steigerung der Heterozygotität der Entitäten dieser Regionen durch asiatisch-papuanisches *Admixture* erklärt werden. Wenn die Regionen West- und Zentral-Mikronesiens – wie aufgrund neuerer Untersuchungsergebnisse vermehrt angenommen wird – direkt oder indirekt von den nördlichen Inseln Südost-Asiens (Philippinen oder Taiwan), also Regionen mit auch noch rezent höheren Heterozygotitäten, besiedelt wurden (vgl. Hung et al. 2011, Pugach et al. 2021), so könnte ihre erhöhte Diversität auch durch den Erhalt der genetischen Diversität der ersten Kolonisten erklärbar sein. Dies würde jedoch eine verhältnismäßig große Gründerpopulationsgröße voraussetzen.

Ein ähnliches Muster wie das für die autosomalen Intrapopulations-Heterozygotitäten stellt sich auch für die relativen Diversitäten der Y-chromosomalen Marker dar (Abb. 30c). Hier findet sich erneut die höchste Diversität innerhalb (Zentral-)Polynesiens und die geringste innerhalb Zentral-Neuguineas. Im Gegensatz zu den autosomalen Schätzern erweisen sich auf Grundlage der NRY-Daten die Stichproben der nördlichen Inseln Südost-Asiens als äußerst wenig divers. Dafür zeigt sich nun innerhalb Ost-Indonesiens ein zusätzlicher Diversitäts-Spot. Letzterer mag möglicherweise durch einen paternalen Genfluß zwischen den (heute) größtenteils genetisch asiatisch-beeinflußten Indonesiern und den papuanischen Einwohnern Neuguineas erklärbar sein. Diese Interpretation erhält weitere Evidenz durch die Tatsache, daß die ostindonesischen Inseln vor Beginn der austronesischen Expansion wahrscheinlich von Papuanern bewohnt waren (vgl. Vallée et al. 2016, Xu et al. 2012). Aber auch die Kline, die sich in dieser Region für asiatische bzw. papuanische Charakteristika (vgl. Lansing et al. 2011 und Xu et al. 2012) oder Anteile von *Denisova*-stämmigen Markern (Reich et al. 2011) zeigt, scheint die Plausibilität der Annahme einer Erhöhung der Y-chromosomalen Diversität durch asiatisch-papuanisches *Admixture* zu belegen.

Aber auch anhand der mitochondrialen Marker lässt sich innerhalb desselben ostindonesischen Bereichs eine Region mit besonders hoher Diversität identifizieren (Abb. 30b, S. 243), die vermutlich auf dieselbe Weise auf eine Durchmischung papuanischer und asiatischstämmiger (austronesischer) Marker in diesem Gebiet hindeutet. Ansonsten unterscheidet sich die geographische Verteilung der relativen mtDNA-Diversitäten nicht nur stark vom Y-chromosomalen, sondern auch vom autosomalen Muster: Innerhalb des Untersuchungsgebiets zeigen die westlichen Stichproben die größten und die östlichsten Stichproben die geringsten mitochondrialen Diversitäten. Da sich dieses Muster, welches nun innerhalb Polynesiens nur wenig diverse Populationen vermuten lässt, so diametral von den anderen genetischen Mustern unterscheidet, liegt die Vermutung nahe, den Grund darin in maternalen populationsgenetischen Parametern zu suchen. Am plausibelsten scheint dabei die Überlegung zu sein, daß die Kolonisierung *Remote Oceanias*, die überwiegend von austronesischen (*Express Train*-)Migranten vorangetrieben wurde, im Vergleich zu den daran beteiligten Männern nur einen geringen Anteil an austronesischen Frauen umfaßte. Da die mitochondriale Diversität durch genetische Drift und Zufalls-Effekte im Rahmen der Fortpflanzung und Populations-Neugründung mit  $N$  weiblichen (Gründer-)Individuen mit einer Rate von  $1/N$  abnimmt, würde eine (im Vergleich zu den an der Kolonisierung *Remote Oceanias* beteiligten Männern) kleine Frauen-Anzahl, eine stärkere Reduzierung der mtDNA-Diversität zur Folge haben. Auf diese Weise könnte auch erklärbar sein, weshalb innerhalb Polynesiens eine bestimmte mitochondriale Haplogruppe, das Polynesische Motiv (und seine Untergruppen), beinahe fixiert ist (Benton et al. 2012).

Die sich innerhalb des südpazifischen Untersuchungsgebiets unterscheidenden Diversitäts-Muster mitochondrialer und Y-chromosomaler Marker wurden bereits in der Vergangenheit gelegentlich von verschiedenen Autoren beschrieben. Das im Rahmen der vorliegende Arbeit identifizierte Verteilungs-Muster ist dabei konkordant mit den Ergebnissen von Hagelberg et al. (1999), Kayser et al. (2003) oder Lum et al. (1998). Auch andere Autoren (z. B. Murray-McIntosh et al. 1998 oder Whyte et al. 2005) identifizierten dasselbe mitochondriale Muster, welches sie durch den Diversitäts-reduzierenden Effekt zahlreicher hintereinanderliegender (und damit sequentieller) Gründer-Effekte im Zuge der Kolonisierung über viele Inseln hinweg („*island hopping*“) erklärten. Wenn von einer gemeinsamen maternalen und paternalen Besiedlung *Remote Oceanias* durch die Austronesier ISEAs ausgegangen wird, hätten sich die Wirkungen dieser Gründer-Effekte jedoch auch in den autosomalen und paternalen Markern niederschlagen müssen. Da diese jedoch ein konträres Bild der pazifischen Diversitäten zeigen, scheint die alleinige Begründung durch sequentielle Gründer-Effekte jedoch nicht ausreichend zu sein und die Annahme

einer kleineren maternalen Gründerpopulationsgröße einen plausibleren Ansatz zur Erklärung der widersprüchlichen geographischen Diversitäts-Verteilungen darzustellen.

Auch für die kranio-metrischen Dimensionen wurde die Diversität als Varianz geschätzt, welche nach Relethford & Blangero (1990) unter bestimmten Rahmenbedingungen direkt proportional zur Heterozygotität der sie codierenden autosomalen Genorte sein sollte. Sie indiziert (als zusätzlicher Schätzer der biologischen Variabilität) die größten Diversitäten innerhalb West- und Zentral-Polynesiens (vgl. Abb. 30d, S. 243). Zusätzlich finden sich lediglich innerhalb der westmikronesischen Inseln sowie auf Taiwan erhöhte Diversitäten. Konträr hierzu stellt sich Papua-Neuguinea als äußerst gering divers dar. Insgesamt spiegeln die kranio-metrischen Schätzer damit tendenziell die relative Diversitäts-Verteilung wider, wie sie anhand der autosomalen Daten geschätzt wurde. Daraus wird zudem ersichtlich, daß auch morphologische Charakteristika unter entsprechender Aufbereitung ähnliche Rückschlüsse über die Populationen des Süd-Pazifiks zulassen wie molekulargenetische Marker.

Die Verteilung der betrachteten Diversitäten, besonders die mitochondrial und Y-chromosomal geschätzten, deuten – ebenso wie die im Rahmen des zweiten Teils der vorliegenden Arbeit geschätzten *Asian Ancestries* (vgl. Abb. 25, S. 176 – 179) und *Admixture*-Parameter (Tab. 8, S. 169) – darauf hin, daß geschlechtsbezogene Prozesse (z. B. *Sex-biased Admixture*, unterschiedliche maternale und paternale Migrationsraten, etc.) eine wichtige Rolle für die Ausbildung der heute beobachtbaren, biologisch widersprüchlichen Signaturen des pazifischen Untersuchungsgebiets eine wichtige Rolle spielten.

#### 4.2.2 Modellierung der geographischen Diversitäts-Verteilung

Die im Rahmen der explorativen Analyse der geographischen Diversitäts-Verteilung beobachteten autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomal Unterschiede könnten durch unterschiedliche maternale und paternale Migrations-Dynamiken hervorgerufen worden sein. Um zu überprüfen, ob solche Unterschiede im Migrations-Verhalten tatsächlich einen Beitrag zur Aufklärung der sich widersprechenden geographischen Muster der Intrapopulations-Diversitäten rezenter Bewohner des Süd-Pazifiks leisten konnten, wurden ausgehend von der ancestralen Verteilung der Heterozygotitäten *Near Oceanias* (vor Beginn der austronesischen Expansion) die Diversitäts-Entwicklung des Untersuchungsgebiets modelliert. Dabei wurden – unter Annahme konstanter Mutationsraten und zeitlich invariabler populations- und geschlechtsspezifischer Migrationsraten – die Mutations- und Migrationsraten so bestimmt, daß die Abweichung zwischen modellierten und anhand empirischer Daten (für die autosomalen, mitochondria-

len und Y-chromosomalen Datensätze) geschätzter Intrapopulations-Heterozygotitäten minimal wurde.

Die auf diese Weise als optimal identifizierten Mutations- und Migrationsraten waren im Stande 59,3 % der autosomalen, 68,4 % der mitochondrialen und sogar 77,4 % der Y-chromosomalen Diversitäts-Verteilung innerhalb des südpazifischen Untersuchungsgebiets zu erklären. Damit sind diese Determinations-Koeffizienten sogar noch höher als die der gleichungsbasierten Modelle, mit welchen durch *Sex-biased Admixture* sowie Ethnien-spezifische Migrationsraten-Unterschiede versucht wurde, die Verteilung der *Asian Ancestries* innerhalb des Süd-Pazifiks zu emulieren (vgl. „Gleichungsbasiertes Modell“, S. 140). Der verhältnismäßig hohe Anteil an aufgedeckter Varianz innerhalb Ozeaniens zeigt dabei, daß die sich zwischen beiden Geschlechtern unterscheidenden Migrationsraten im Stande gewesen wären, die beobachtbaren aber (über die Datensätze hinweg) widersprüchlichen Diversitäts-Muster hervorzurufen. Somit scheint es auch plausibel anzunehmen, daß populations- und geschlechtsspezifische Migrationsraten (also die Fähigkeit eines der beiden biologischen Geschlechter, aus bestimmten Populationen häufiger emigrieren zu können als das andere Geschlecht) einen Beitrag zur rezent beobachtbaren widersprüchlichen genetischen Strukturierung der südpazifischen Populationen geleistet haben könnten. Die Existenz der Wirkung eines solchen (von Wilkins & Marlowe 2006 als „*Sex-biased Migration*“ bezeichneten) Prozesses wurde in der Vergangenheit bereits mehrfach für menschliche Populationen nachgewiesen (z. B. Hammer et al. 2008, Seielstad et al. 1998, Wilkins & Marlowe 2006). Wie mehrere Studien zudem zeigten, kann *Sex-biased Migration* tatsächlich als ursächlich für Unterschiede mitochondrialer bzw. paternalen Diversitäten eines Untersuchungsgebiets sein (vgl. Marks et al. 2012).

Als optimale Rate von (nicht-synonymen) Mutationen, die zur Neubildung der rezenten Diversitäts-Landschaften des Untersuchungsgebiets notwendig waren, wurden folgende Werte gefunden:  $\hat{\mu}_{\text{autosomal}} = 8,592 \times 10^{-4}$ ,  $\hat{\mu}_{\text{mitochondrial}} = 6,832 \times 10^{-3}$ ,  $\hat{\mu}_{\text{Y-chromosomal}} = 5,078 \times 10^{-3}$  (vgl. „Modellierung der geographischen Diversitäts-Verteilung“, S. 244). Ihre Quantitäten liegen dabei in den für Mikrosatelliten der unterschiedlichen humanen Teilgenome nach früheren Arbeiten erwartbaren Werte-Bereichen (z. B.  $\mu_{\text{Autosomen}} = 1,200 \times 10^{-3}$ ,  $\mu_{\text{mtDNA}} = 4,300 \times 10^{-3}$ ,  $\mu_{\text{Y-DNA}} = 4,920 \times 10^{-3}$ ; Qian et al. 2015, Sigurðardóttir et al. 2000, Chandler 2006). Auch die im Vergleich zum autosomalen Kern-Genom um einen Faktor von etwa 10 höheren Mutationsraten der haploiden Marker (mtDNA und Y-DNA) stimmen mit den Erwartungen aus der Literatur überein (z. B. Li et al. 2019, Xue et al. 2009). Auch diese Befunde indizieren erneut, daß das verwendete Modell in der Lage sein könnte, die Realität weitestgehend genau abzubilden.



Neben der Schätzung der Mutationsraten als untergeordnetem Ziel, sollte im Rahmen der Modellierung primär getestet werden, ob geschlechtsspezifische Migrationsraten-Unterschiede die disgruerten geographischen Diversitäts-Muster erklären können. Hierzu wurden die  $27 \times 27 = 729$  (potentiell asymmetrischen) maternalen und paternalen Migrationsraten im Rahmen des angewandten Optimierungs-Verfahrens (unter Einhaltung der Randbedingungen) frei variierbar bestimmt. Mit Hilfe der dabei geschätzten posterioren Verteilungen der Migrationsraten und den aus ihnen abgeleiteten 95 %-Konfidenz-Intervallen, konnte schließlich gefolgert werden, daß einerseits asymmetrische Migrations-Beziehungen zwischen den 27 betrachteten Populationen existieren, d. h. daß durchschnittlich mehr Individuen von einer bestimmten Population in eine andere migrierten, aber nur ein kleinerer Anteil an Menschen in die entgegengesetzte Richtung migrierte. Andererseits läßt sich auf dieselbe Weise auch zeigen, daß sich die maternalen und paternalen Migrationsraten für einige Populationen signifikant voneinander unterscheiden können. Beide Zusammenhänge (asymmetrische Migrationsraten zwischen Populationen und *Sex-biased Migration*) lassen sich selbst noch in den Migrationskarten (Abb. 31, S. 246) erkennen, in denen – aus Gründen der Übersichtlichkeit – die 27 modellierten Populationen zu den übergeordneten Regionen (vgl. Beschriftung der Kreissegmente) zusammengefaßt wurden.

Ausgehend von den autosomalen Migrationsraten-Schätzern (vgl. Abb. 31a), deren Quantitäten – entsprechend der Implementierung – stets zwischen den maternalen und paternalen Migrationsraten liegen, läßt die Migrationskarte folgende Interpretation zu: Wenn davon ausgegangen wird, daß die initialen Siedler *Remote Oceanias* (und damit final auch Polynesiens) aus dem Gebiet der Inseln Südost-Asiens einwanderten, so sollten nach Maßgabe des *Slow Boat*-Modells (Oppenheimer & Richards 2001) nur geringe Anteile asiatisch-stämmiger Marker nach Polynesien gekommen sein, da die *Slow Boat*-Migranten durch ihre Wanderung entlang der neuguineanischen Küste und aufgrund ausgeprägten Genflusses zwischen den einwandernden Austronesiern und Papuanern ein nunmehr nur noch untergeordneter asiatischer Anteil nach *Remote Oceania* eindrang. So könnte die Ausprägung der autosomalen Diversitäts-Landschaft Polynesiens auch weitestgehend ohne den Einfluß von Migranten aus den Inseln Südost-Asiens gedacht werden. Hierfür spräche beispielsweise, daß die detektierten Anteile von ISEA-Immigranten innerhalb Polynesiens nur den kleinsten Beitrag zu den rezenten Polynesiern leisteten (vgl. dünner Pfeil von ISEA nach Polynesien in Abb. 31a). Andererseits steht dem geringen Anteil südostasiatischer Immigranten Polynesiens der relativ große Anteil an Emigranten gegenüber, der – entsprechend der optimalen Modell-Schätzungen – ISEA in Richtung Polynesien verließ. Dies könnte indizieren, daß ein verhältnismäßig großer Anteil südostasiatischer

Marker-Varianten an der Ausprägung des rezenten Genotyps beteiligt war, so wie dies durch die *Express Train*-Theorie (Diamond 1988) postuliert wurde. Diese Interpretation scheint nicht nur im Lichte der Ergebnisse der anderen Analysen der vorliegenden Arbeit plausibel, sondern auch wenn man zugrunde legt, daß die Besiedlung *Remote Oceanias* lediglich durch eine (oder wenige) singuläre südostasiatische Emigrationen initiiert wurde. Dieser temporär somit eng begrenzte Zeitraum asiatischer Einwanderung und die seit dieser Einwanderung potentiell andauernden Folge-Migrationen aus Neuguinea (über Melanesien) ins polynesisches Dreieck könnten hingegen gut erklären, weshalb nur geringe Migrationswirkung aus ISEA in Polynesien detektiert wurde. Denselben Rückschluß lassen auch die Y-chromosomalen Migrationsraten-Schätzer zu (Abb. 31c, S. 246). Lediglich für die mitochondrialen Schätzer (vgl. Abb. 31b) zeigt sich in den relativen Emigrationsraten der Inseln Südost-Asiens, daß ein kleinerer Anteil an austronesischen Frauen (im Vergleich zu den Männern) an der Einwanderung nach Polynesien beteiligt waren. Diese Beobachtung, die sich auch für die anderen übergeordneten Regionen anhand der Migrationskarten nachweisen läßt, unterstützt damit die zu Beginn dieses Kapitels formulierte Vermutung, daß *Sex-biased Migration* (vgl. Hammer et al. 2008, Wilkins & Marlowe 2006) an der Ausbildung der widersprüchlichen geographischen Diversitäts-Verteilungen (der verschiedenen humanen Teilgenome; Autosomen, Y-Chromosomen, Mitochondriom) beteiligt gewesen sein könnte.

#### 4.2.3 Zusammenhang zwischen Migrationsraten und geodätischer Distanz

Die im Modell geschätzten (optimalen) Migrationsraten indizieren, daß trotz der enormen Größe des Untersuchungsgebiets auch Genfluß zwischen weit entfernten Populationen möglich war (vgl. Abb. 31). Eine graphische Auftragung der Migrationsraten gegen die geodätische Migrations-Distanz zeigte allerdings, daß Migrationen zwischen eng benachbarten Populationen klar gegenüber Migrationen über weite Entfernungen bevorzugt wurden, so wie dies bereits aus den empirischen Beobachtungen von Kanufahrten rezenter, indigener Polynesier geschlossen wurde (vgl. Abb. 24b, S. 170). Diese Schlußfolgerungen stehen zudem im Einklang mit den Arbeiten von Buck & Viðarsdóttir (2012) oder Lum et al. (2002), die innerhalb Polynesiens auf einen stärkeren Genfluß zwischen benachbarten Inseln als zwischen weit entfernten Archipelen schlossen.

Der sich zwischen den geschätzten Migrationsraten und geodätischen Migrations-Distanzen ergebende Zusammenhang läßt sich dabei gut durch eine rationale Funktion der Form  $\frac{\alpha}{\beta + \gamma \times \text{Migrations-Distanz}}$  beschreiben. Die Parameter dieser Funktion wurden für die geschätzten biparentalen (autosomalen), maternalen (mitochondrialen) sowie paternalen (Y-chromosomalen) Migrationsraten-Schätzer bestimmt

und die Signifikanz der dadurch erhaltenen Modelle der Migrations-Funktion untereinander verglichen. Dabei zeigte sich, daß trotz der sich innerhalb einiger Populationen signifikant voneinander unterscheidenden Migrationsraten, die Abhängigkeit der Migrations-Wahrscheinlichkeit von der Migrations-Distanz global (d. h. im Untersuchungsgebiet) für die Schätzer aus den drei Datensätzen identisch ist (vgl. Tab. 12, S. 248). Dies bedeutet im Umkehrschluß, daß sowohl Frauen als auch Männer im Stande waren, dieselben Distanzen mit gleicher Wahrscheinlichkeit zurückzulegen. Damit liegt kein Indiz dafür vor, daß beispielsweise patriarchische Gesellschafts-Formen zu einer verminderten maternalen Migrationsrate führten.

Obwohl im Rahmen der Modell-Optimierung und der damit einhergehenden Parameter-Schätzung (Schätzung der Mutations- und Migrationsraten) *a priori* von einer Gleichverteilung der Migrations-Wahrscheinlichkeiten und damit von Migrationsraten, die unabhängig von der Migrations-Distanz sind, ausgegangen wurde, bildeten die optimierten biparentalen, maternalen und paternalen Migrationsraten erneut Funktionen der Migrations-Distanz, welche der in Abb. 24b (S. 170) dargestellten Migrations-Funktion stark ähneln. Ein explorativer Vergleich der geschätzten Abhängigkeit der biparentalen Migrationsraten von der Migrations-Distanz mit den aus Kanufahrten rezenter Polynesier (vgl. „Migrations-Verhalten rezenter Polynesier“, S. 127) abgeleiteten Funktion zeigt, daß das präeuropäisch-rezente Migrations-Verhalten der Polynesier verstärkte Migrationen auf lokaler Ebene gegenüber den Modell-Schätzern sogar noch überschätzt (siehe Abb. B.7 des Anhangs, S. 359). Dies könnte bedeuten, daß die Tendenz für Migrationen über weite Strecken früher stärker ausgeprägt war als zu späteren Zeiten. Solche Migrationen über weite Distanzen sind unter Zugrundelegen der ozeanischen Geographie, welche die später besiedelten Inseln durch große Wasserflächen voneinander trennte, im Rahmen der Kolonisierung *Remote Oceanias* erwartbar. Daß die Bereitschaft zur Migration über weite Distanzen seit der initialen Besiedlung des Süd-Pazifiks nachgelassen hat, so wie es die Schätzer des Modells (der mittleren Migrationsraten seit Beginn der Kolonisierung) im Vergleich zu den rezenten polynesischen Beobachtungen implizieren, ist durchaus denkbar. Tatsächlich gehen einige Autoren auf Grundlage archäologischer und ethnologischer Indizien davon aus, daß Reisen über weite Distanzen schon kurz nach der Initial-Besiedlung Ozeaniens eingestellt wurden (z. B. Collerson & Weisler 2007, Weisler 2002). Auch diese Vorhersage aus dem Modell, welche bereits durch Erkenntnisse früherer Forschungsarbeiten validiert werden kann, stellt ein weiteres Indiz für die Güte der Implementierung dar und mag als Indiz dafür gewertet werden, daß die Modellierung der Veränderung der pazifischen Diversitäts-Landschaft im Rahmen der vorliegenden Arbeit ein gutes Abbild der Realität widerspiegelt.

#### 4.2.4 Differenz Geschlechts-spezifischer Migrationsraten und Residenz-Verhalten

Im Zuge der vorherigen Analysen und Diskussionen zur geographischen Verteilung der pazifischen Intrapopulations-Diversitäten zeigten sich wiederholt Indizien dafür, daß sich einerseits die maternalen und paternalen Migrationsraten unterscheiden können, und daß daraus andererseits möglicherweise die beobachtbaren widersprüchlichen Diversitäts-Muster der humanen Teilgenome ausgebildet wurden. Bereits in zahlreichen früheren Arbeiten wurde vermutet, daß diese Unterschiede in der Mobilität von indigenen südpazifischen Frauen und Männern durch die soziale Norm des Residenz-Verhaltens, also der Wohnortwahl nach Vermählung eines Paares, hervorgerufen worden sein könnte (vgl. „Differenz Geschlechts-spezifischer Migrationsraten und Residenz-Verhalten“, S. 233). Um zu testen, ob sich Indizien für einen solchen Zusammenhang zwischen geschlechtsspezifischen Migrationsraten und dem Residenz-Verhalten für die im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersuchten Entitäten finden lassen, wurden die Unterschiede in den geschätzten paternalen und maternalen Emigrationsraten auf einen numerischen Schätzer für das Residenz-Verhalten der zuvor betrachteten 27 Populationen (vgl. S. 233) regrediert. Der sich dabei zeigende lineare Zusammenhang ist in Abb. 32, S. 249) dargestellt.

Da sich im Rahmen der Regressions-Analyse ein signifikanter linearer Zusammenhang zwischen der Emigrationsraten-Differenz und dem Residenz-Verhalten zeigte, scheint diese Überlegung denkbar. Die tendenzielle Abnahme der Differenz von paternaler und maternaler Emigrationsrate mit zunehmender Patrilokalität könnte gut damit begründet werden, daß in patrilokalen Gesellschaften, also solchen, in denen sich vermählte Paare verstärkt am Herkunftsort des Mannes niederlassen, nur seltener Männer emigrieren. Stattdessen werden die Frauen desselben Herkunftsortes, welche sich mit Männern anderer Lokalitäten verpaaren, eher zur Auswanderung tendieren. Die umgekehrte Logik ist auch auf matrilocale Gesellschaften anwendbar und erklärt, weshalb aus diesen mehr Männer als Frauen emigrieren. Der im Rahmen der hier durchgeführten Untersuchung identifizierte Zusammenhang zwischen Emigrationsraten-Differenz und Residenz-Verhalten ist mit einem Determinations-Koeffizienten von  $R^2 = 0,213$  allerdings nur relativ schwach, so daß – sofern das Residenz-Verhalten einen kausalen Einfluß auf *Sex-biased Migration* nimmt – noch weitere signifikante Einflüsse auf das Migrations-Verhalten erwartbar sind.

Unter der Annahme eines kausalen Zusammenhangs zwischen Residenz- und Migrations-Verhalten (z. B. Marks et al. 2012, Oota et al. 2001) lassen sich nun auch die widersprüchlichen Diversitäts-Verteilungen besser erklären (vgl. Bolnick et al. 2006, Destro-Bisol et al. 2004b, Gunnarsdóttir et al. 2010, Salem et al. 1996): Jordan et al.

(2009) schlossen im Rahmen einer phylogenetischen Analyse austronesischer Bewohner des Süd-Pazifiks, daß Matrilocität ancestral in den ursprünglichen austronesischen Gesellschaften war, aus welchen die Siedler *Remote Oceanias* hervorgingen. Wenn aber – was die vorherigen Analysen der vorliegenden Arbeit nahe legen – *Remote Oceania* im Rahmen einer *Express Train*-Migration und somit von weitestgehend reinen Austronesiern initial kolonisiert wurde, dann könnte das matrilocale Residenz-Verhalten dieser Proto-Polynesier ein Indiz dafür sein, daß an dieser Kolonisierung nur verhältnismäßig wenig Frauen mit rezent-asiatischen Charakteristika beteiligt waren. Eine solche (im Vergleich zu den männlichen Kolonisten) kleine Zahl an weiblichen Gründer-Individuen, wäre mit einer starken Reduktion maternaler Marker einhergegangen und könnte somit erklären, weshalb die mtDNA-Diversität mit zunehmender geographischer Distanz zur südostasiatischen Küste abnimmt. Daß davon die autosomale Diversität nicht beeinflußt wurde, könnte durch polygames Verhalten erklärt werden. Besonders in präkolonialer Zeit waren Polyandrie und Polygynie beispielsweise noch in der polynesischen Kultur weit verbreitet (z. B. Hage 1998, Handy & Pukui 1951, Otterbein 1963, Tcherkézoff 2008). Aber auch eine spätere Einmischung papuanischer Autosomen könnte zu einer Aufrechterhaltung oder sogar Steigerung der autosomalen Diversität geführt haben. Die im Rahmen der vorliegenden Arbeit gemachte Beobachtung, daß besonders die Y-chromosomalen (aber auch autosomalen) Intrapopulations-Diversitäten Neuguineas (im Vergleich zu denen der umliegenden Regionen) verringert sind (vgl. Abb. 30c, S. 243), scheint gut durch das Residenz-Verhalten der indigenen Papuaner erklärbar zu sein: Aufgrund der Patrilocität der Neuguineaner könnte die männliche papuanische Population aufgrund geringer Mobilität sehr stark von den umliegenden Regionen isoliert gewesen sein, was besonders bei den kleinen papuanischen Gesellschaften aufgrund genetischer Drift zu einer Herabsetzung der Y-chromosomalen Diversität geführt haben könnte. Zur selben Schlußfolgerung kommen beispielsweise auch Kayser et al. (2003), die den Grund für die herabgesetzte Y-chromosomale (aber nicht mitochondriale) Diversität der von ihnen untersuchten West-Neuguineaner in der Patrilocität dieser Populationen sehen.

#### 4.2.5 Methoden-Kritik

Das im dritten Teils des vorliegenden Manuskriptes zur Schätzung von Mutations- und Migrationsraten verwendete Modell wurde neu im Rahmen der vorliegenden Arbeit entwickelt. Aus diesem Grund ist seine Güte noch nicht durch Arbeiten anderer Autoren validierbar. Trotz dieses Kritik-Punktes ist zu bedenken, daß die entwickelte Methodik lediglich auf einer Erweiterung des Konzepts der Heterozygotität basiert, wobei Diversitäts-Werte – entsprechend der vorge-

gebenen Mutations- sowie Migrationsraten und Populationsgrößen – Generationen-weise durch Anwendung gut bekannter populationsgenetischer Funktionen „evolviert“ werden. Ausgangspunkt dieser Anpassung sind die Diversitäten der um ca. 4500 ka BP besiedelten Regionen des Untersuchungsgebiets, welche mit Hilfe der aus einer phylogenetischen *Maximum Likelihood*-Schätzung (Schluter et al. 1997) abgeleiteten Marker-Häufigkeits-Spektren als Intrapopulations- und Interpopulations-Heterozygositäten geschätzt wurden.

Um die Güte und den qualitativen Nutzen dieses Verfahrens abschätzen zu können, kann ein Vergleich der erhaltenen Schätzer mit den aus früheren Studien bekannten Schätzern bzw. der hier gezogenen Schlußfolgerungen mit denen anderer Arbeiten zur Besiedlung *Remote Oceanias* nützlich sein. Beispielsweise wurden im Rahmen der Parameter-Optimierung autosomale, mitochondriale und Y-chromosomale Mutationsraten geschätzt, welche quantitativ mit denen vorheriger Arbeiten vergleichbar sind. Aber auch die Schätzung ungleicher maternaler und paternaler Migrationsraten, welche – nach den hier gewonnenen Erkenntnissen – zur Ausbildung der unterschiedlichen geographischen Diversitäts-Muster innerhalb des süd-pazifischen Untersuchungsgebiets führte (vgl. Kayser et al. 2003), stellt ein bereits für zahlreiche menschliche Populationen nachgewiesenes Phänomen dar, welches von verschiedenen Autoren (z. B. Jordan et al. 2009) für die pazifischen Völker vermutet wurde. Unter Verwendung der nachgewiesenen Abhängigkeit geschätzter maternaler-paternaler Migrationsraten-Unterschiede und dem Residenz-Verhalten läßt sich zudem gut begründen, weshalb die mitochondriale Diversität innerhalb Polynesiens im Vergleich zur autosomalen bzw. Y-chromosomalen Diversität stark verringert ist.

Aus diesen Beobachtungen und Schlußfolgerungen wird ersichtlich, daß mit den im Rahmen des Modells zur Erklärung der unterschiedlichen geographischen Diversitäts-Verteilung geschätzten populationsgenetisch-demographischen Schätzern nahtlos an bereits bekannte und etablierte Argumentationsketten angeknüpft werden kann. Das hier entwickelte Verfahren liefert somit durchgehend plausible Ergebnisse. Aus diesem Grund wird darauf vertraut, daß es auch valide Schlußfolgerungen lieferte.

#### 4.3 AIM-DIVERSITÄT UND URSPRUNGSORT AUSTRONESISCHER OZEANIER

Im Rahmen zahlreicher Arbeiten wurde bereits – v. a. auf globaler Ebene (z. B. Balloux et al. 2009, Betti et al. 2009, Ramachandran et al. 2005) – gezeigt, daß die Intrapopulations-Diversitäten von Markern verschiedener Migranten-Gruppen mit zunehmender Migrations-Distanz zu dem Ursprungsort der Migration abnehmen. Dabei kann der Ursprungsort als die Lokalität bestimmt werden, für welchen sich der

Zusammenhang zwischen Diversitäten und geschätzten Migrations-Distanzen am stärksten negativ zeigt. Dieses Diversitäts-Verhalten, welches der Wirkung serieller Gründer-Effekte zugesprochen wird, wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit dazu verwendet, um Rückschlüsse auf den vermutlichen Herkunftsort der initialen Siedler *Remote Oceanias* zu ziehen. Hierzu wurden zunächst die Marker-Varianten innerhalb der Kandidaten-Populationen für diesen Ursprungsort mit denen einer papuanischen Stellvertreter-Population des neuguineanischen Hochlands verglichen, um so potentiell austronesisch-ancestral informative Marker (AIMs) zu identifizieren. Mit ihrer Hilfe wurden dann AIM-Diversitäten aller pazifischer Stichproben berechnet und die Stärke der sich mit ihnen ergebenden Korrelation mit der Migrations-Distanz zur Kandidaten-Population bestimmt.

Die stärksten signifikanten und negativen Spearman-Korrelationskoeffizienten ergaben sich auf Grundlage autosomaler sowie Y-chromosomaler AIMs für indonesische Populationen ( $\rho_{\text{autosomal}} = -0,597$ ,  $p < 0,001$ ;  $\rho_{\text{Y-DNA}} = -0,631$ ,  $p < 0,001$ ). Nur für die mitochondrialen Schätzer ergaben sich kleinere signifikante Koeffizienten außerhalb der Inseln Südost-Asiens, welche gemeinhin als Herkunftsort der austronesischen Siedler *Remote Oceanias* angesehen werden (vgl. „Hintergrund“, S. 234), nämlich für Populationen der Salomonen. Daß dort, in Melanesien, die höchste mitochondriale AIM-Diversität vorgefunden wurde, könnte damit zusammenhängen, daß sich nach Friedlaender et al. (2007) bzw. Soares et al. (2011) auf den Salomonen mit die höchsten Anteile an Haplogruppen finden, die mit dem Polynesischen Motiv assoziiert sind (z. B. B4a\*, B4a1a1, etc.). Innerhalb ISEAs (und damit innerhalb des vermuteten Ursprungsorts der Austronesier *Remote Oceanias*) findet sich jedoch mit  $\rho_{\text{mtDNA}} = -0,626$  ( $p = 0,002$ ) der nächstgrößere Korrelationskoeffizient für die mitochondrialen Daten.

Die anhand der autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen AIM-Diversitäten so identifizierten wahrscheinlichsten Ursprungsorte innerhalb der Inseln Südost-Asiens liegen in relativer geographischer Nähe zueinander, nämlich auf der Nordwest-Spitze Javas, der Sumatra südlich vorgelagerten Mentawai-Inseln sowie Sumatra selbst. Auch eine Interpolation der signifikant-negativen Spearman-Korrelationskoeffizienten für die einzelnen Datensätze selbst (vgl. Abb. 33, S. 251) verweisen auf einen Ursprungsort der austronesischen *Remote Oceanier* innerhalb Indonesiens. In der Überblendung der Interpolationen aller Datensätze scheint der südöstliche Teil Sumatras den besten Kandidaten für diesen Herkunftsort darzustellen. Die hier vorgestellten Ergebnisse widersprechen damit der von vielen Autoren (z. B. Donohue & Denham 2010, Brandão et al. 2016, Gray et al. 2009, Ko et al. 2014, Soares et al. 2016, Tabbada et al. 2010, etc.) akzeptierten *Out of Taiwan*-Hypothese, nach welcher die austronesischen Siedler Taiwans *Remote Oceanias* besiedelt hätten. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit konnten lediglich auf Grundlage der mitochondrialen Daten

einige signifikant negative Korrelationen der AIM-Diversität mit der Migrations-Distanz zu taiwanesischen Stichproben gefunden werden (vgl. Abb. 33b, S. 251). Allerdings war die Stärke dieser Zusammenhänge stets schwächer als für die letztlich identifizierte wahrscheinlichste Kandidaten-Population der Mentawai-Inseln sowie der sie umgebenden sumatranischen Stichproben. Die Befunde der hier vorgestellten Untersuchung liefern somit mehr Indizien für einen indonesischen Herkunfts-Ort der initialen austronesischen Siedler *Remote Oceanias*, so wie er beispielsweise von Hurles et al. (2002), Richards et al. (1998), Soares et al. (2008), Trejaut et al. (2014), etc. favorisiert wurde. Daß die auch in diesem Punkt widersprüchliche Datenlage den Schluß eines taiwanesischen Ursprungsortes der Proto-Polynesier zuläßt, könnte der Historie der Austronesier geschuldet sein: Die austronesische Kultur ist nach Bellwood (1984 – 1985), Rolett et al. (2002) oder Sagart (2016) in Süd-China entstanden, von wo aus sie sich über Taiwan im gesamten Gebiet der Inseln Südost-Asiens ausbreitete (Matsumura et al. 2018). Aufgrund der relativ kurzen Divergenz-Zeit vom Abschluß dieser Expansion bis hin zur Ankunft der ersten (vermutlich *Express Train*-)Migranten an der Grenze zu *Remote Oceania* (ca. 500 Jahre vom Ende der austronesischen Expansion in ISEA bis zu den ersten Lapita-Spuren auf den St.-Matthias-Inseln), könnte sich die genetische Ausstattung der Bewohner des austronesischen Herkunftsortes in Indonesien nicht wesentlich von der Taiwans unterscheiden haben. Diese frühe Homogenität der ozeanischen Siedler könnte die heutige Identifikation des finalen Herkunftsorts der Austronesier *Remote Oceanias* erschweren.

Innerhalb des mit Hilfe des Korrelations-Ansatzes detektierten wahrscheinlichen Ursprungs-Ortes der austronesischen Besiedler *Remote Oceanias*, dem südöstlichen Teil Sumatras, finden sich nach Jordan et al. (2009) noch heute matrilocale Populationen. Sofern diese Matrilokalität, welche nach den Autoren ancestral für austronesische Populationen gewesen sein soll, auch zur Zeit der Initial-Besiedlung *Remote Oceanias* bestand, so könnte dies – nach den im vorherigen Kapitel gewonnenen Erkenntnissen darauf hindeuten, daß nur wenige weibliche Individuen an dieser Kolonisierung beteiligt waren. Aus dieser Vermutung könnte gleichzeitig (durch eine geringe Gründerpopulationsgröße) erklärbar sein, weshalb heute innerhalb Polynesiens die mitochondriale Diversität stark reduziert ist (vgl. Abb. 30b, S. 243).

#### 4.4 SCHLUSSFOLGERUNGEN

Wie schon in früheren Arbeiten, zeigte sich auch im Rahmen der hier durchgeführten Untersuchungen, daß die Migrations-Distanz von Afrika ein wichtiger Prädiktor für Intrapopulations-Diversitäten menschlicher Populationen ist. Im Gegensatz zu weltweit verteilten, d. h. globalen Populationen, bei denen die Diversität tendenziell mit



zunehmender Migrations-Distanz abnimmt, zeigte sich lediglich für die mitochondrialen Diversitäten eine Reduktion innerhalb des pazifischen Untersuchungsgebiets, während die autosomalen sowie Y-chromosomalen Diversitäts-Schätzer tendenziell größer werden. Aus dieser widersprüchlichen Tendenz kann geschlossen werden, daß sich einige populationsgenetische Parameter, welche die Entwicklung der Diversitäten im Untersuchungsgebiet hervorriefen, zwischen Frauen und Männern signifikant unterschieden haben müssen.

Um zu überprüfen, ob *Sex-biased Migration* und damit Unterschiede in den Migrationsraten männlicher und weiblicher Individuen zu den im vorangegangenen Absatz beschriebenen widersprüchlichen mitochondrialen und Y-chromosomalen Mustern hätten führen können, wurde die Diversitäts-Entwicklung von 27 stellvertretenden pazifischen Populationen modelliert. Im Rahmen dieser Modellierung wurden biparentale, maternale sowie paternale Migrationsraten geschätzt, die sich einerseits zwischen den betrachteten Repräsentanten als auch innerhalb dieser Populationen signifikant voneinander unterscheiden konnten. Dabei zeigte sich, daß unter den gegebenen Modell-Prämissen ein mittlerer bis moderat hoher Anteil an der Gesamt-Varianz der Intrapopulations-Diversitäten (gemessen als erwartete Heterozygositäten) allein durch *Sex-biased Migration* erklärbar ist. Die Identifikation eines signifikanten Zusammenhangs zwischen der maternalen und paternalen Emigrationsraten-Differenz und dem Residenz-Verhalten läßt vermuten, daß das soziodemographische Residenz-Verhalten der den Pazifik bewohnenden Ethnien ursächlich für das unterschiedliche Migrations-Verhalten sein könnte. Das Residenz-Verhalten stellt sich dabei mit einem Determinations-Koeffizienten von 0,213 jedoch nur als schwacher Prädiktor mit geringer effektiver Stärke dar.

Besonders die Quantität der geschätzten autosomalen und Y-chromosomalen Migrationsraten (und in geringerem Maße auch die der mitochondrialen Schätzer) lassen sich unter Annahme einer *Express Train*-Besiedlung der melanesischen und polynesischen Inseln *Remote Oceania* gut erklären. Lediglich die mitochondrialen Daten lassen alternativ auch eine *Slow Boat*-Interpretation zu. Wenn – unter Einbeziehung der Indizien und Schlußfolgerungen aus den vorherigen Teilen der vorliegenden Arbeit – jedoch die *Express Train*-Theorie als plausibles Modell für die Expansion austronesisch-sprachiger Menschen nach Polynesien angenommen wird, so scheinen die geschätzten mitochondrialen Migrationsraten darauf hinzudeuten, daß ein weitaus geringerer Anteil an Frauen an dieser *Express Train*-Migration beteiligt war als Männer. Dies könnte ursächlich für die Ausbildung der widersprüchlichen mitochondrialen und Y-chromosomalen Diversitäts-Muster gewesen sein: Aufgrund der geringen weiblichen Gründerpopulationsgröße führte der Gründereffekt zu einer starken Reduktion der mitochondrialen Diversitäten der Proto-Polynesier. Darüber hinaus wurde im zwei-

ten Teil dieser Arbeit beobachtet, daß die austronesisch-papuanische Durchmischung in geographischer Nähe zu Neuguinea am größten ist und mit zunehmender geodätischer Distanz zu Neuguinea tendenziell abnimmt. Dieser *Admixture*-Gradient bewirkte zudem, daß die Asien-nahen Abkömmlinge der *Express Train*-Migranten durch stärkeren Genfluß mit indigenen Papuanern diverser wurden, als die weiter von Neuguinea siedelnden Austronesier in *Remote Oceania*. Dadurch könnte erklärbar sein, weshalb die Diversität der pazifischen Populationen mit zunehmender Distanz nach Afrika abnimmt. Die Zunahme der Y-chromosomalen Diversität mit dieser Migrations-Distanz kann hingegen leicht durch eine geringere Wirkung des Gründereffekts (wegen größerer männlicher Gründerpopulationsgröße) sowie stärkerem Genfluß der Einwanderer mit papuanischen Populationen (*Sex-biased Admixture*) erklärt werden. Aufgrund der größeren männlichen Gründerpopulationsgröße hatten diese Prozesse auch eine Zunahme der autosomalen Diversität mit zunehmender Migrations-Distanz nach Afrika im pazifischen Untersuchungsgebiet zur Folge. Daß der Anteil nach *Remote Oceania* einwandernder austronesischer Frauen geringer als der immigrierender Männer war, könnte beispielsweise durch das Residenz-Verhalten in der Ursprungspopulation dieser Siedler erklärt werden. Tatsächlich wurde durch die Korrelation der Diversität ancestral austronesischer Marker mit der innerpazifischen Migrations-Distanz eine Region Sumatras als wahrscheinlichster Ursprungsort der austronesischen Kolonisten *Remote Oceanias* identifiziert, der noch heute durch eine hohe Anzahl matrilocaler Populationen gekennzeichnet ist, aus denen tendenziell weniger Frauen als Männer emigrieren.

## SYNOPSIS



## SCHLUSSFOLGERUNGEN

---

### 1.1 WIE SIND DIE OZEANISCHEN POPULATIONEN BIOLOGISCH STRUKTURIERT?

Anhand der im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersuchten Marker rezenter Einwohner der süd pazifischen Inseln läßt sich eine Strukturierung der Populationen Ozeaniens erkennen, die grob der historisch geprägten Einteilung in die Siedlungsgebiete Inseln Südost-Asiens (malaiischer Archipel und Taiwan), Melanesien, Mikronesien, Neuguinea und Polynesien folgt. Dabei zeigen besonders die Einwohner der Inseln Südost-Asiens eine enge Vergesellschaftung mit den Küsten-Bewohnern des asiatischen Festlands. Eine ebenso enge Vergesellschaftung ist aber auch zwischen den papuanisch-sprachigen Menschen Neuguineas und den austronesisch-sprachigen Insel-Melanesiern feststellbar. Generell stellen sich die polynesischen Siedler über alle untersuchten Datensätze hinweg als weitestgehend homogen dar. Weitaus heterogener repräsentieren sich hingegen die Bewohner der ost- und westmikronesischen Inseln, welche – abhängig von ihrem Lebensumfeld – teilweise ähnliche Marker-Spektren wie die sie umgebenden Regionen aufweisen und so einen starken Genfluß zwischen Mikronesiern und den Bewohnern der anderen Siedlungsgebiete vermuten lassen.

Als schlechter Prädiktor für die genetische Differenzierung hat sich hingegen die linguistische Einteilung in Vertreter der austronesischen und papuanischen Sprachfamilien erwiesen. In der Gesamtbetrachtung des Untersuchungsgebiets zeigte sich zwar eine biologische Differenzierung, die grob der linguistischen folgt, diese kann auf lokaler Ebene (d. h. innerhalb der identifizierten genetischen Cluster) jedoch nur für eine Minorität der Marker-Systeme nachgewiesen werden. Die Identifikation auf makroskopischer Ebene und das Verschwinden des korrelativen Effekts auf lokaler Ebene scheint gut durch die Wirkung Distanz-vermittelter Isolation (*isolation by distance*) erklärbar zu sein: Während Genfluß zwischen den austronesischen und papuanischen Populationen und damit ihre biologische Angleichung im begrenzten geographischen Kontext möglich ist, lassen sich die weiter entfernt von Neuguinea, dem heutigen Hauptverbreitungs-Gebiet der papuanischen Kultur, vorfindbaren Austronesier wegen fehlenden genetischen Austausches noch gut von den Papuanern abgrenzen. *Isolation by distance* sowie unterschiedliche maternale und paternale Migrationsraten könnten zudem erklären, weshalb lediglich anhand der autosomalen und Y-chromosomalen (nicht jedoch für die mito-

chondrialen und kraniometrischen Daten) signifikante Unterschiede zwischen den Bewohnern der Regionen beiderseits der biogeographischen Wallace-Linie detektiert werden konnten. Ansonsten wurden lediglich für die benachbarten Ost-Indonesier und West-Papuaner über alle Datensätze signifikante Unterschiede detektiert (und damit die humanbiologische Signifikanz der biogeographischen Lydekker-Linie nachgewiesen).

Während sich anhand der autosomalen Marker eine starke Vergesellschaftung der Polynesier mit den asiatisch geprägten Bewohnern der Inseln Südost-Asiens zeigte, legte eine Analyse der Marker-Frequenz-Spektren der mitochondrialen und Y-chromosomal Daten eher eine enge Beziehung der Polynesier zu den Insel-Melanesiern offen, über welche diese Bewohner *Remote Oceanias* mit den Papuanern Neuguineas in Verbindung stehen. Erst eine Analyse der Anteile asiatisch-stämmiger (und damit austronesischer) sowie papuanischer Haplogruppen in den melanesischen, mikronesischen und polyne-sischen Regionen *Remote Oceanias* zeigte, daß besonders die Polynesier (und in etwas abgeschwächter Form auch die Mikronesier) mitochondrial auf einen asiatischen Ursprung hinweisen, während die Y-chromosomal Haplogruppen-Anteile eher für eine papuanische Genese dieser Gruppen sprechen (vgl. Abb. 15, S. 93). Den gleichen Rückschluß lassen aber auch die als *Asian Ancestries* geschätzten Anteile asiatischer Marker-Varianten (im Vergleich zu den papuanisch-stämmigen Marker-Varianten) zu (vgl. beobachtete *Asian Ancestries* in Abb. 25a, S. 176). Damit konnten die Widersprüche, die in zahlreichen Arbeiten zuvor als diskrepante maternale und paternale Signaturen der Polynesier beschrieben wurden (vgl. Kayser et al. 2006), auch in den im Rahmen der vorliegenden Arbeit analysierten Datensätzen identifiziert werden.

## 1.2 WIE SIND DIE WIDERSPRÜCHLICHEN SIGNATUREN DER HUMANEN TEILGENOME ZUSTANDE GEKOMMEN?

Wie diese widersprüchlichen Signaturen der rezenten Bewohner *Remote Oceanias*, die auf einen dualen Ursprung der Polynesier hinweisen, entstanden sein könnten, stand als zentrale Fragestellung im Fokus dieser Arbeit. Als mögliche Erklärungs-Ansätze für die Diskrepanzen (primär) mitochondrialer und Y-chromosomaler Signaturen wurden dabei zunächst i) eine selektive Veränderung der Marker-Spektren, ii) wenige singuläre, dafür aber große Populations-Anteile betreffende, *Admixture*-Ereignisse zwischen den nach *Remote Oceania* migrierenden Austronesiern und den Papuanern *Near Oceanias* sowie iii) eine Verpaarungs-Präferenz austronesischer Frauen mit papuanischen Männern bzw. papuanischer Frauen für austronesische Männer (*Sex-biased Admixture*) erachtet.

Für eine Vielzahl der Marker-Varianten untersuchter Teilgenome hinweg wurden Korrelationen zwischen ihren Häufigkeiten und der Präsenz einzelner Selektions-Faktoren beobachtet. Trotz der Signifikanz dieser Zusammenhänge scheint die selektive Wirkung jedoch quantitativ nicht ausreichend stark genug gewesen zu sein, um die beobachtbaren Diskrepanzen (durch eine Verschiebung von Marker-Häufigkeiten) hervorzurufen, welche sich im pazifischen Untersuchungsgebiet beobachten lassen. Aber auch eine Erklärung der widersprüchlichen genetischen Signaturen durch wenige singuläre Genfluß-Ereignisse mit verschiedenen maternalen bzw. paternalen Populations-Anteilen scheint fraglich. Zwar konnten final *Admixture*-Baum-Topologien identifiziert werden, welche einerseits mit der allgemein akzeptierten Besiedlungsabfolge Ozeaniens in Einklang zu bringen sind und gleichzeitig die zur Rekonstruktion herangezogenen *f*-Statistiken hinreichend erklären. Allerdings konnte unter Einbeziehung zweier weiterer Stellvertreter-Populationen kein solcher Graph identifiziert werden. Des Weiteren entspricht einer der geschätzten autosomalen *Admixture*-Parameter, welcher einen signifikant kleineren autosomalen als mitochondrialen bzw. Y-chromosomalenen Beitrag zur taiwanesischen Hybrid-Population impliziert (vgl. Abb. 23, S. 168 und Tab. 8, S. 169), nicht der biologischen Erwartung autosomaler *Admixture*-Anteile, die stets zwischen den maternalen und paternalen *Admixture*-Raten liegen sollten. Aus diesen Gründen scheiden die selektive Verschiebung von Marker-Frequenz-Spektren sowie großflächig wirkende *Admixture*-Ereignisse als Erklärungs-Ansätze für die diskrepante Datenlage aus.

Die widersprüchlichen Signaturen, die sich besonders eindrucksvoll im Vergleich der mitochondrialen und Y-chromosomalenen Daten zeigen, deuten vielmehr darauf hin, daß an ihrer Ausbildung geschlechtsspezifische Prozesse beteiligt waren. Als solcher für die diskrepanten Daten ursächlicher geschlechtsspezifischer Prozess wurde in der Vergangenheit gelegentlich *Sex-biased Admixture* diskutiert. Daß die Wirkung einer solchen Verpaarungs-Präferenz (entweder genetisch austronesischer Frauen mit papuanischen Männern oder papuanischer Frauen mit austronesischen Männern) im Zuge der austronesischen Expansion und der während ihr erfolgten Kolonisierung *Remote Oceanias* in den vergangenen 4500 Jahren im Stande gewesen sein könnte, konträre maternale und paternale genetische Muster im Untersuchungsgebiet hervorzurufen, wurde im Rahmen einer gleichungsbasierten Modellierung gezeigt. Die durch eine Optimierung der modellierten an die aus empirischen Daten geschätzten *Asian Ancestries* erhaltenen Modell-Parameter (vgl. Tab. 9, S. 173) zeigen u. a., daß bereits eine kleine Verpaarungs-Präferenz austronesischer Frauen mit – ihrem Genom nach mehrheitlich – papuanischen Männern mittlere Anteile in der Gesamt-Variabilität der *Asian Ancestries* im gesamten Untersuchungsgebiet erklären können. Diese mittleren Determinationskoeffizienten (zwischen 0,347 und 0,453) indizieren jedoch auch, daß es möglicher-

weise weitere Faktoren geben könnte, welche zu einer genetischen Ungleichverteilung asiatischer (austronesischer) bzw. papuanischer mtDNA- bzw. NRY-Varianten führten.

Beispielsweise könnten auch sich innerhalb einzelner Populationen unterscheidende maternale und paternale Migrationsraten zur beobachteten diskrepanten Verteilung asiatischer/papuanischer Marker in den unterschiedlichen Regionen des Untersuchungsgebiets geführt haben. Diese Schlußfolgerung legte zumindest eine Schätzung der autosomalen, maternalen und paternalen Migrationsraten im Rahmen der Anpassung der modellierten pazifischen an die empirisch beobachtete Diversitäts-Verteilung nahe. Hierbei wurden für 27 repräsentative Populationen des Süd-Pazifiks (asymmetrische) maternale und paternale Migrationsraten geschätzt, die sich nach Maßgabe ihrer 95 %-Konfidenz-Intervalle teilweise signifikant voneinander unterschieden. Die Modelle zur Diversitäts-Verteilung konnten unter den optimierten Parameter-Ausprägungen größere Anteile in der geographischen Verteilung von Intrapopulations-Diversitäten erklären, als die im vorherigen Absatz erwähnten gleichungsbasierten Modelle (59 – 77 %). Es bleibt zu vermuten, daß eine kombinierte Modellierung des Effekts des *Sex-biased Admixtures* sowie der *Sex-biased Migration* (unterschiedliche männliche und weibliche Migrationsraten) noch größere Anteile in der geographischen Variabilität der autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Marker-Verteilungen aufklären könnten.

### 1.3 IST EIN EINFLUSS DES RESIDENZ- AUF DAS MIGRATIONS- VERHALTEN NACHWEISBAR?

Bereits in einigen früheren Arbeiten wurde diskutiert, ob das soziodemographische Residenz-Verhalten verschiedener pazifischer Gesellschaften Einfluß auf das Migrations-Verhalten der zu ihnen gehörenden Frauen und Männer nehmen könnte (z. B. Gomes et al. 2017, Hudjashov et al. 2018, Lum et al. 2002, etc.). Der Zusammenhang zwischen der Wohnort-Wahl (Residenz) nach der Vermählung eines Paares und dem Migrations-Verhalten wurde dabei jedoch stets lediglich spekuliert und für die betrachteten Ozeanier nie prozessual untersucht. Um zu überprüfen, ob sich innerhalb des gesamt-pazifischen Untersuchungsgebiets Indizien für einen solchen, potentiell kausalen Zusammenhang finden lassen, wurden zunächst für die 27 pazifischen Repräsentanten-Populationen, für welche Migrationsraten geschätzt wurden, Beschreibungen des Residenz-Verhaltens recherchiert und diese Nennungen in eine Residenz-Skala (von -1 bis +1) transkribiert, welche die Affinität dieser Stellvertreter-Entitäten zur Matrilocalität (-1) bzw. Patrilokalität (+1) angibt. Im Rahmen einer linearen Regressions-Analyse konnte schließlich ein signifikanter Zusammenhang zwischen diesem Residenz-Wert und der Differenz der



paternalen und maternalen Emigrationsrate nachgewiesen werden (vgl. Abb. 32, S. 249).

Dieser Befund zeigt, daß ein (wenn auch nicht zwangsläufig kausaler) Zusammenhang zwischen dem Residenz- und Migrations-Verhalten innerhalb des Süd-Pazifiks vorliegt. Kausal könnte dieser lineare Zusammenhang so erklärt werden, daß in matrilocalen Populationen, in denen sich mehr Paare nach ihrer Vermählung am Herkunftsort der Frau niederlassen, weniger Frauen emigrieren. Dieselbe Logik gilt analog auch für die Männer in patrilocalen Ethnien. Das Residenz-Verhalten könnte somit ursächlich für unterschiedliches geschlechtsspezifisches Migrations-Verhalten (und damit für *Sex-biased Migration*) sein. Die effektive Stärke des Zusammenhangs ist mit  $R^2 = 0,213$  allerdings nur relativ gering. Das Residenz-Verhalten scheint somit lediglich einen schwachen Prädiktor für die Emigrationsraten-Differenz darzustellen, d. h. daß das Residenz-Verhalten lediglich eine schwache gesellschaftliche Konvention darzustellen scheint.

#### 1.4 KANN DAS EXPRESS TRAIN- ODER DAS SLOW BOAT-MODELL DIE HEUTIGE VERTEILUNG BIOLOGISCHER MARKER BESSER ERKLÄREN?

Im Rahmen aller drei Teile der vorliegenden Arbeit wurden zahlreiche mikroevolutive Signaturen identifiziert, die teilweise als Belege sowohl für die *Slow Boat*-Theorie (Oppenheimer & Richards 2001) als auch für das *Express Train*-Modell (Diamond et al. 1988) ausgelegt werden können. Erst der Einbezug der von beiden konträren Theorien postulierten Besiedlungs-Dynamiken *Remote Oceanias* in die gleichungsbasierten Modellierungen zeigte, daß eine Kolonisierung der Inseln Melanesiens (sowie Samoas und Tongas) durch weitestgehend *unadmixte* Austronesier, so wie dies in der *Express Train*-Theorie formuliert wurde, besser mit der rezent beobachtbaren Verteilung asiatischer Marker-Varianten (*Asian Ancestry*) im Untersuchungsgebiet in Einklang zu bringen ist (vgl. Abb. 25a – d, S. 176 – 179). Die dabei emulierten *Express Train*-Modelle waren durchweg im Stande, einen größeren Anteil der *Asian Ancestry*-Variabilität innerhalb des Süd-Pazifiks zu erklären, als dies durch die Einwanderung bereits genetisch mit den Papuanern durchmischter asiatisch-stämmiger Erstbesiedler *Remote Oceanias*, so wie dies im *Slow Boat*-Modell beschrieben wird, möglich war.

Insgesamt wurden drei Varianten des *Express Train*-Modells getestet. Sie waren durchweg im Stande, die  $R^2$ -Werte für das (autosomale, mitochondriale und Y-chromosomale) *Slow Boat*-Modell zu übertreffen. Auch wenn sich diese drei Modell-Varianten nicht signifikant hinsichtlich ihrer Residual-Varianzen unterscheiden, so stellt sich – aufgrund der tendenziell größeren Vorhersagekraft – dennoch ein Szenario der Besiedlung *Remote Oceanias* am plausibelsten dar, in dem die austronesischen *Express Train*-Migranten aus den noch weitestgehend asiatisch

geprägten Inseln Südost-Asiens die Kolonisten der noch unbesiedelten pazifischen Inseln darstellten (Abb. 25c, S. 178).

#### 1.5 IST DIE ENTSTEHUNG DER REZENTEN POLYNESIER AUS DEN LAPITA-MENSCHEN DENKBAR?

Im vorangegangenen Kapitel wurde erörtert, daß die bis dahin unbewölkerten westlichen Inseln *Remote Oceanias* (Santa Cruz- und Reef-Inseln, Vanuatu, Neukaledonien, Fidschi, Niue, Samoa und Tonga), den Indizien nach wahrscheinlich durch eine Menschen-Gruppe mit weitestgehend rein austronesischen Merkmalen initial besiedelt wurden. Diese im gleichungsbasierten Modell emulierten Personen finden ihre Entsprechung in den mit der Lapita-Kultur assoziierten Menschen, welche – nach aktuellem Kenntnisstand – die Initialbesiedler *Remote Oceanias* waren. Tatsächlich zeigten neuere Analysen der aDNA aus frühen Lapita-Knochen (Posth et al. 2018, 2019, Skoglund et al. 2016), daß diese ersten *Remote Oceanier* Marker-Varianten trugen, die weitestgehend auf einen südostasiatischen Ursprung zurückzuführen sind. Besonders anhand von Lapita-Individuen aus Vanuatu läßt sich jedoch nachverfolgen, daß bereits kurz nach der Erstbesiedlung sekundärer Genfluß aus dem Umfeld Neuguineas papuanische Marker-Varianten nach *Remote Oceania* hinein brachte (Lipson et al. 2018). Diese Beobachtung stützt zugleich die Ergebnisse der unter optimalen Parameter-Werten erhaltenen gleichungsbasierten Nachbildung der *Asian Ancestries*, die ebenso eine baldige Zunahme papuanischer Marker-Varianten nach der Initialbesiedlung indiziert (vgl. Abb. 26b, S. 182). Vermutlich aufgrund der sich bald einstellenden Migrations-Dynamik und anderer populationsgenetischer Prozesse, wurde das Vordringen papuanischer Gen-Varianten in Richtung des östlichsten Rands des Lapita-Siedlungsgebiets immer weiter abgepuffert, so daß die frühen Einwohner West-Polynesiens eine weitaus höhere *Asian Ancestry* bewahren konnten, als die Bewohner Vanuatus.

Beispielsweise zeigten Hagelberg (1997), Lipson et al. (2018) und Skoglund et al. (2016), daß sich die frühen Lapita genetisch von den rezenten Bewohnern *Remote Oceanias* noch stark unterschieden. Aus diesem Grund scheint die Gültigkeit des *Lapita only*-Modells (Green 1967) (und damit die direkte Entwicklung der Polynesier aus den mit der Lapita-Kultur assoziierten Menschen ohne zusätzliche genetische Einmischungen) wenig plausibel. Nach den im Rahmen der vorliegenden Arbeit durchgeführten Modellierungen scheint jedoch die Entwicklung der geographischen Verteilung von *Asian Ancestries* aus den durch sekundären papuanischen Genfluß weiter hybridisierten austronesischen Lapita-Menschen durchaus denkbar. Die Vorstellung, daß die rezenten Polynesier durch *Admixture* eines austronesisch-geprägten Substrats (Lapita-Genom) mit einem nach der Initialbesiedlung *Remote Oceanias* ankommenden papuanischen Superstratums

entstanden sein können, scheint damit möglich. In diesem Falle hätten die Lapita definitiv einen großen Beitrag zum heutigen Genom der Polynesier als Lieferanten der asiatisch-geprägten (austronesischen) Marker-Varianten geleistet. Diese Interpretation läßt auch der rekonstruierte *Admixture*-Baum (vgl. Abb. 23, S. 168) der vorliegenden Arbeit zu, wenngleich seine Validierung aufgrund der zuvor erörterten Kritik-Punkte weitere Investigationen erfordert.

#### 1.6 WELCHE GENERELLE MIGRATIONS-DYNAMIK HERRSCHTE IM SÜD-PAZIFIK?

Für die im Rahmen der vorliegenden Arbeit betrachteten vier Marker-Systeme (autosomale Gene, mtDNA- bzw. Y-DNA-SNPs/Indels und kranio-metrische Dimensionen) wurde ein Zusammenhang zwischen biologischer und geodätischer Distanz beobachtet (vgl. Abb. 16, S. 94). Diese Beobachtung läßt sich als Indiz dafür interpretieren, daß Distanz-vermittelte Isolation (*isolation by distance*) einen wichtigen Faktor bei der Diversifizierung pazifischer Populationen darstellte und somit populationsgenetisch eine große Rolle spielte: Während zwischen geographisch benachbarten Wohnorten häufig Migrationen stattfanden, die zu einer kontinuierlichen genetischen Homogenisierung der dort lebenden Menschen führten, gab es kaum Genfluß zwischen weit entfernten pazifischen Regionen, so daß die dort erworbenen neuen Marker-Varianten kaum geteilt wurden.

Auch eine Analyse aufgezeichneter intendierter Kanufahrten und zufälliger Verdriftungen moderner Polynesier, die – überwiegend im 19. Jahrhundert – ohne westliche Navigations-Hilfen stattfanden, zeigte, daß Migrationen zu nahe liegenden Archipelen gegenüber Reisen über weite Distanzen bevorzugt wurden (Abb. 24b, S. 170). Der dabei gefundene Zusammenhang zwischen Migrations-Distanz und -Wahrscheinlichkeit, welcher die Form eines exponentiellen Verfalls beschreibt, indiziert sogar eine starke Bevorzugung kurzer Migrationen gegenüber langen Reisen. Ein ähnlicher Zusammenhang wurde auch im Rahmen der Schätzung mittlerer Migrationsraten im Zuge der Rekonstruktion der Ausprägung der rezenten pazifischen Diversitäts-Verteilung während der austronesischen Expansion ermittelt. Ein Vergleich der dabei geschätzten Migrations-Dynamik mit dem aus den zuvor erwähnten empirischen Beobachtungen abgeleiteten Zusammenhang zwischen Migrations-Distanzen und Migrationsraten (vgl. Abb. B.7, S. 359) indiziert jedoch eine stärkere Bevorzugung von Migrationsraten über weitere Distanzen. Aus dieser Abnahme der Bereitschaft zur Migration über weite Distanzen, welche die rezente im Vergleich zur mittleren Dynamik erkennen läßt, kann geschlossen werden, daß es nach Abschluß der Besiedlung des Pazifiks zu einem Kollaps von Reisen über weite Distanzen gekommen sein könnte. Die Vermutung eines solchen Kollapses wurde beispielsweise von Weisler (2002) auf

Grundlage archäologischer Befunde postuliert und konnte im Rahmen der vorliegenden Arbeit erstmals durch physisch-anthropologische Indizien untermauert werden. Die Frage nach der Ursächlichkeit der Einstellung von Reisen bzw. Migrationen über weite Distanzen bleibt jedoch weiterhin offen.

Die Fähigkeit der frühen Besiedler Ozeaniens, über weite Distanzen zu migrieren, könnte zudem auch erklären, weshalb viele der aus dem zoo- und phytogeographischen Kontext bekannten biogeographischen Linien scheinbar keine großen Barrieren für menschliche Populationen darstellten (siehe „Wie sind die ozeanischen Populationen biologisch strukturiert?“, S. 273). Die grundsätzlich große Mobilität der Bewohner des Süd-Pazifiks zeigt, daß sich die Besiedlungsgeschichte Ozeaniens als hochkomplexe Historie mit einigen wenigen Migrationen über weite Distanzen und einer Vielzahl v. a. lokal begrenzter Wanderungen darstellt. Diese Beobachtung führt zudem gleichzeitig die Versuche, die Menschheitsgeschichte durch simple *Admixture*-Bäume mit singulären Hybridisierungs-Ereignissen darzustellen, *ad absurdum*.

#### 1.7 WO IST DER WAHRSCHEINLICHE URSPRUNGSORT DER AUSTRONESISCHEN KOLONISTEN REMOTE OCEANIAS ZU SUCHEN?

Weitestgehend unstrittig ist, daß die austronesische Kultur initial im Bereich der südchinesischen Küstenlinie entstanden ist (vgl. Sagart 2016) und sich von dort aus über Taiwan und die Philippinen weiter über die Inseln des Süd-Pazifiks ausbreitete. Die Frage nach dem tatsächlichen Ursprungsort der austronesischen Besiedler *Remote Oceanias* (vermutlich Menschen der Lapita-Kultur) wird jedoch noch kontrovers diskutiert. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde sich dieser Frage durch die Identifikation der Kline mit der stärksten Abnahme der Diversität ancestral informativer Marker genähert. Die auf diese Weise identifizierten, dem vermutlichen Ursprungsort der austronesischen Kolonisten *Remote Oceanias* nächstgelegenen Stichproben autosomaler, mitochondrialer sowie Y-chromosomaler Daten, wurden über alle drei Datensätze hinweg im Gebiet der südwestlichen Inseln Südost-Asiens gefunden. Eine Interpolation der Korrelationskoeffizienten (vgl. Abb. 33, S. 251) legt den Schluß nahe, daß der ultimative Ursprungsort der ersten Siedler der bis dahin unbevölkerten Inseln des westlichen *Remote Oceanias* von Sumatra stammen.

Dieser Befund widerspricht einerseits zahlreichen Arbeiten, welche von einer taiwanesischen Heimat der Proto-Polynesier ausgehen (z. B. Ko et al. 2014). Andererseits fanden auch andere Forscher Hinweise auf eine indonesische Ur-Heimat der Lapita-Leute (z. B. Soares et al. 2008, Trejaut et al. 2014). In der Gesamtbetrachtung zeigen diese Befunde sowie die Schlußfolgerungen aus der vorliegenden Arbeit, daß die Kolonisierung *Remote Oceanias* nicht im Zuge der Ausbreitung

der austronesischen Kultur über die Inseln Südost-Asiens erfolgt sein muß, sondern, daß auch eine Besiedlung nach der vollständigen Ausbreitung und Etablierung der Austronesier innerhalb ISEAs erfolgt sein könnte.



## REKONSTRUKTION DER PAZIFISCHEN BESIEDLUNGSGESCHICHTE

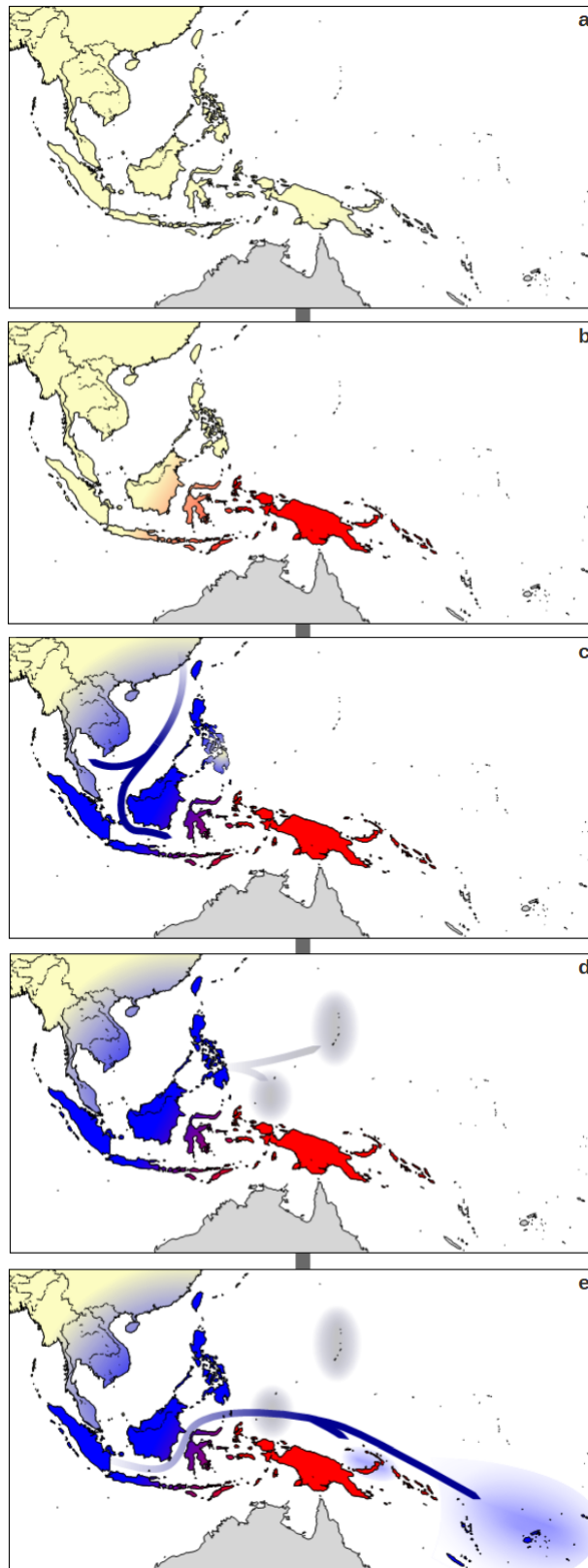
---

Die nachfolgende Rekonstruktion der Besiedlungsgeschichte der Inseln des Süd-Pazifiks basiert weitestgehend auf den im Rahmen der vorliegenden Arbeit gewonnenen Erkenntnissen und den daraus gezogenen Schlußfolgerungen sowie den anhand von Radiocarbon-Datierungen gesicherten frühesten Besiedlungs-Zeitpunkten einzelner Inseln. Lediglich die Abfolge der frühen Besiedlung *Near Oceanias* und die dabei ablaufenden Prozesse stützen sich auf die Befunde früherer Arbeiten. Das so gewonnene Modell zur Besiedlungsabfolge der süd pazifischen Inseln wurde in Abb. 34 graphisch veranschaulicht.

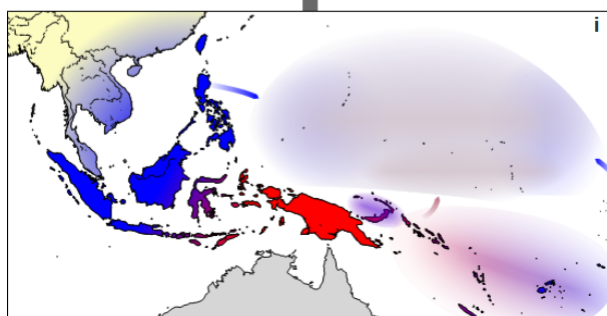
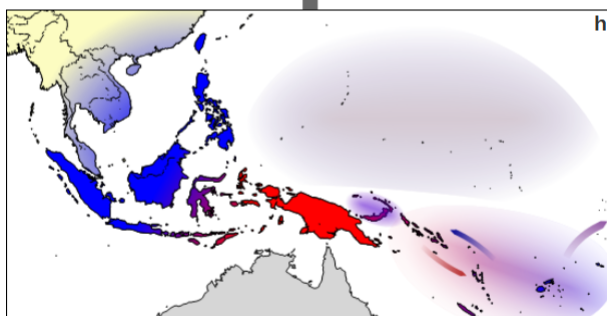
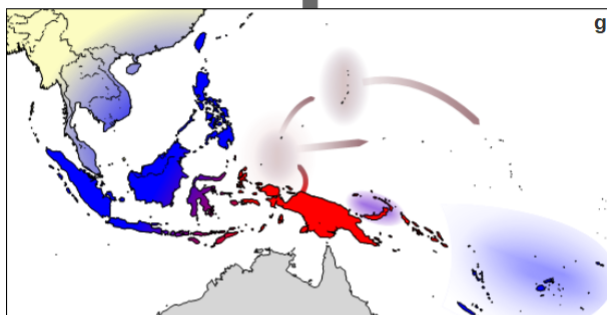
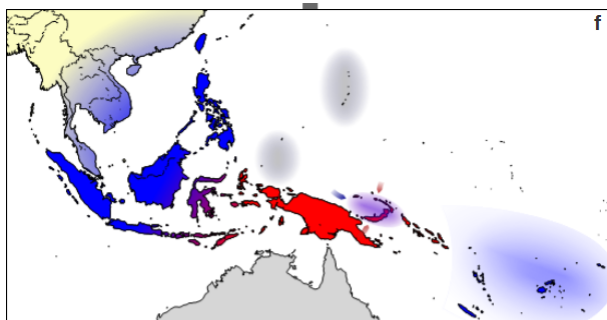
Die Besiedlungsgeschichte der pazifischen Inseln begann mit der Ankunft der aus Afrika (vermutlich entlang der südasiatischen Küste; Macaulay et al. 2005) auswandernden *Out of Africa*-Migranten, die sich wegen des niedrigen Meeresspiegels während der letzten Eiszeit rasch über das Gebiet Sundas (westlicher Teil der Inseln Südost-Asiens und malaiische Halbinsel) ausbreiten konnten. Diese frühen Siedler des malaiischen Archipels konnten vor ca. 50 ka BP schließlich die Meerenge zwischen Sunda- und dem Sahul-Land überwinden und so Neuguinea und Australien besiedeln (Clarkson et al. 2015, O'Connell & Allen 2015). Bis ca. 29 ka BP wurden so schließlich alle Bereiche Neuguineas sowie die Inseln der Salomonen kolonisiert (Lum et al. 2002) (Abb. 34a).

Ein Anstieg des Meeresspiegels zum Ende der letzten Eiszeit hin isolierte schließlich Teile der damaligen Bewohner *Near Oceanias* voneinander, so daß sich um Neuguinea herum eine eigenständige Kultur (das Papuanische) mit charakteristischen genetischen Eigenschaften herausbildete, die sich von den Einwohnern der Sunda-Landmasse, die schließlich auch in einzelne Inseln zerfiel, unterschied (Papua-Genese; Abb. 34b). Zusätzlich zur geographischen Isolierung der eher kontinentalasiatisch beeinflussten und papuanischen Populationen könnte aber auch eine austroasiatische Migration ins Sunda-Gebiet (vgl. McColl et al. 2018) hinein eine Diversifizierung beider Gruppen beschleunigt haben.

Im Rahmen der austronesischen Expansion breitete sich zwischen 5500 und 4000 Jahren BP die austronesische Kultur, welche in Süd-China (oder möglicherweise Taiwan) entstanden ist, über die Inseln Südost-Asiens aus (Abb. 34c). Wie die Emulation dieser austronesischen Expansion im gleichungsbasierten Modell nahe legte, scheinen die Austronesier nicht nur dominanter gegenüber den früheren Bewohnern der Inseln Südost-Asiens gewesen zu sein, sondern auch







**Abb. 34: Rekonstruierte Besiedlung *Remote Oceanias***

Die Abbildungen auf der vorherigen Doppelseite zeigen die menschliche Besiedlungsgeschichte *Remote Oceanias*, so wie sie sich anhand der in der vorliegenden Arbeit identifizierten rezenten Populations-Affinitäten und -Dynamiken darstellt. **a:** Besiedlung der Inseln *Near Oceanias* im Anschluß an die *Out of Africa*-Migration (gelb). Diese erste Migration endete ca. 29 ka BP mit der Kolonisierung der letzten Inseln der zentralen Salomonen. **b:** Aufgrund des Meeresspiegel-Anstiegs zum Ende der letzten Eiszeit wurden die östlich der Wallace-Linie lebenden Ozeanier von den westlich siedelnden frühen Bewohnern der Inseln Südost-Asiens isoliert. Diese Isolation war ursächlich für die Ausbildung eines papuanischen Geno- und Phänotyps (Papua-Genese; rot). **c:** Vor etwa 5500 Jahren entstand die austronesische Kultur (blaue Farbe) mit charakteristischen, asiatisch-stämmigen Marker-Varianten, welche sich rasch über die Inseln Südost-Asiens ausbreiteten. **d:** Die Besiedlung *Remote Oceanias* begann mit der Kolonisierung der Asien-nahen, westmikronesischen Inseln (Marianen und Palau) durch Einwohner der Philippinen (ca. 3500 Jahre vor heute). An dieser Kolonisierung waren vermutlich sowohl Austronesier als auch einige der zuvor ISEA besiedelnden frühen Asiaten beteiligt. **e:** Kurz darauf gelangten im Rahmen einer *Express Train*-Migration die ersten austronesischen Siedler (vermutlich von Sumatra stammend) in die Grenzregion von *Near* und *Remote Oceania*, wo sie sich einerseits im Bismarck-Archipel als Lapita-Leute niederließen und andererseits als solche die noch unbesiedelten Inseln Melanesiens und die ersten polynesischen Inseln besetzten (ca. 3300 – 2800 a BP). **f – g:** Durch Genfluß zwischen den austronesischen Einwohnern *Remote Oceanias* und den Papuanern Neuguineas bzw. der Salomonen bildeten sich schließlich asiatisch-papuanische bzw. austronesisch-papuanische Hybrid-Populationen innerhalb Melanesiens, Mikronesiens und West-Polynesiens. **h:** Durch populationsgenetische Prozesse (z. B. stärkere Verdrängung der Papuaner durch die Austronesier, *Sex-biased Admixture*, *Sex-biased Migration*, etc.) bildete sich ein austronesisch-papuanischer Gradient zwischen Neuguinea und den westpolynesischen Inseln aus, wodurch die Kolonisten der zentral- und ostpolynesischen Archipele deutlich mehr asiatische als papuanische Marker-Varianten repräsentieren (v. a. in den Autosomen und dem Mitochondriom). **i:** Migration auf lokaler Ebene führte zudem zur Einbringung weiterer austronesischer Gen-Varianten in die westlichen und östlichen Randgebiete Mikronesiens (durch Immigranten von den Inseln Südost-Asiens bzw. aus Polynesien) bzw. papuanisch-stämmiger Marker-Varianten aus Melanesien.

gegenüber den Papuanern, die vom Westen her immer weiter bis zu ihrem neuguineanischen Hauptverbreitungs-Gebiet zurückgedrängt wurden. Ursächlich für diese Dominanz könnten ertragreichere Agrar-Techniken zusammen mit dem Erwerb nautischen Wissens gewesen sein, welche eine schnelle Ausbreitung der Austronesier sowie eine starke Integrations- und Adaptions-Fähigkeit bewirkten. Aufgrund gleich großer Fekunditäten erscheint eine Assimilation der ursprünglichen papuanischen Bewohner durch die austronesischen Einwanderer jedoch eher unwahrscheinlich. Denkbar ist jedoch auch die Nischen-Integration der eher in den Küsten-Gebieten siedelnden Austronesier, die dann aufgrund eines Dominanz-Effekts zur (vielleicht auch gewaltsamen) Verdrängung der Papuaner führte. Dennoch kam es zusätzlich auch zum Genfluß zwischen den Menschen beider Ethnien, wobei eine leichte Präferenz der Verpaarung austronesischer Frauen mit papuanischen Männern wohl zu einer verstärkten Y-chromosomal Akkumulation papuanischer Marker im autosomal und mitochondrial weitestgehend asiatisch geprägten austronesischen Genom geführt hat.

*Remote Oceania* wurde schließlich erstmals ca. 3500 Jahre vor heute durch die Besiedlung der westmikronesischen Inseln (Nördliche Marianen, Palau) erschlossen. Aufgrund der geographischen Nähe zu diesen Inseln liegt der Verdacht nahe, daß die Kolonisierung West-Mikronesiens von den Inseln Südost-Asiens (möglicherweise den Philippinen) aus erfolgte. Hierfür sprechen neben den Befunden alter DNA (Pugach et al. 2021) auch die noch im rezenten Genom vorfindbaren Affinitäten der West-Mikronesier zu einigen Bewohnern Südost-Asiens. Die im Rahmen der vorliegenden Arbeit durchgeführte Analyse des mitochondrialen Haplogruppen-Spektrums zeigte jedoch, daß es einen (im Vergleich zu den anderen Regionen *Remote Oceanias*) verhältnismäßig hohen Anteil dieser mtDNA-Varianten gibt, die weder einem austronesischen noch einem papuanischen Ursprung zugewiesen werden konnten. Eine plausible Erklärung dieser Beobachtung könnte die Kolonisierung West-Mikronesiens durch eine Gruppe von ISEA-Bewohnern gewesen sein, welche sowohl genetische Charakteristika der zuvor über die Inseln Südost-Asiens expandierenden Austronesier als auch der früheren, indigenen Bewohner dieser Region repräsentierten. Im hier vorgestellten Modell zur Besiedlungsabfolge der südpazifischen Inseln wurde daher davon ausgegangen, daß sich zum entsprechenden Zeitpunkt (ca. 3500 a BP) die Austronesier noch nicht vollständig innerhalb *Near Oceanias* etablieren konnten (vgl. blau-gelblicher Mischbereich auf den Philippinen in Abb. 34c und die Besiedlung in Abb. 34d).

Nur kurze Zeit nach der Kolonisierung der ersten westmikronesischen Inseln gelangten einige austronesische Bewohner der Inseln Südost-Asiens (vermutlich in Sumatra heimisch) ins Bismarck-Archipel sowie von dort aus weiter nach *Remote Oceania*, wo sie die Lapita-

Kultur begründeten (Abb. 34e). Unter den *Express Train*-Migranten dieser polynesischen Expansion, in deren Zuge die noch unbesiedelten Inseln Melanesiens bis hin zu den westpolynesischen Archipelen kolonisiert wurden, befand sich vermutlich nur ein geringer Anteil an Frauen. Dadurch ist erklärbar, weshalb in *Remote Oceanias*, insbesondere innerhalb des polynesischen Dreiecks, eine stark verringerte mitochondriale Diversität beobachtbar ist, die mit einer Dominanz der mit dem sog. Polynesischen Motiv assoziierten Haplogruppen einhergeht.

Wegen der geographischen Nachbarschaft dieser Lapita-Leute und der indigenen papuanischen Bewohner des Bismarck-Archipels kam es schnell zur genetischen Durchmischung der Immigranten (Abb. 34f). Aufgrund des Residenz-Verhaltens der weitestgehend patrilo-kalen Papuaner und vermutlich matrilo-kalen Austronesier (vgl. Jordan et al. 2009), wurde durch dieses *Admixture* zwar der autosomale und Y-chromosomale Genpool der Lapita-Leute durch papuanisch-stämmige Marker-Varianten angereichert, jedoch nicht das Lapita-Mitochondrium. Dieser Prozess, der auch im Rahmen weiteren austronesisch-papuanischen Genflusses zu *Sex-biased Admixture* (Verpaarungs-Präferenz austronesischer Frauen mit papuanischen Männern) und *Sex-biased Migration* (unterschiedliche männliche und weibliche Migrationsraten innerhalb einzelner Populationen) führte, hatte schließlich die Erhöhung der autosomalen und Y-chromosomalen Genpool-Diversität der mitochondrial weiterhin weitestgehend austronesischen (und damit wenig diversen) Individuen zur Folge.

Im Gegensatz zum Mitochondrium wurden in den untersuchten mikronesischen Stichproben keine austronesisch-stämmigen Y-chromosomalen Marker gefunden. Die Mehrheit der vorgefundenen mikronesischen NRY-Varianten hat jedoch einen papuanischen Ursprung. Daraus kann geschlußfolgert werden, daß eventuell bereits vor der Ausbreitung der West-Mikronesier über die restlichen Inseln Zentral- und Ost-Mikronesiens eine Hybridisierung der frühen austronesischen Mikronesier mit papuanischen Immigranten (z. B. auf Palau; vgl. Stone et al. 2020) stattgefunden hat (Abb. 34g). Auf diese Weise könnten bereits im Zuge der Kolonisierung der restlichen mikronesischen Inseln papuanische NRY-Varianten in dieses Siedlungsgebiet gelangt sein.

Bereits während und nach der Ausbreitung der West-Mikronesier über weitere Inseln des zentralen Mikronesiens kam es zur weiteren austronesisch-papuanischen Hybridisierung der Bevölkerung der bis dahin besiedelten melanesischen und polynesischen Inseln (Abb. 34h). Aufgrund der zuvor diskutierten Prozesse (*Sex-biased Admixture* sowie durch unterschiedliches Residenz-Verhalten verursachte *Sex-biased Migration*) entwickelte sich dabei ein *Admixture*-Gradient, so daß die Bewohner der Neuguinea-nahen Inseln tendenziell mehr papuanische Marker-Varianten in ihren Teilgenomen akkumulierten als die geographisch weiter von Neuguinea entfernten Populationen.

Unter den frühen Bewohnern des melanesisch-polynesischen *Remote Oceanias* stellten sich daher die Proto-Polynesier als am ehesten den ursprünglich asiatisch-austronesischen Genotyp repräsentierend dar. Die Kolonisierung der restlichen polynesischen Inseln (polynesische Expansion), die durch Nachfahren dieser weitestgehend ursprünglichen Austronesier (von Samoa und Tonga aus) stattfand, erklärt auch, weshalb die rezenten Polynesier noch große biologische Ähnlichkeiten mit den heutigen Bewohnern der Inseln Südost-Asiens aufweisen.

Auch nach der Kolonisierung der noch heute bewohnten Inseln *Remote Oceanias* kam es durch Migrationen über weite Distanzen, demische Diffusion (auf lokaler begrenzter Ebene ablaufende Migration), sich zwischen Lokalitäten und Geschlechtern unterscheidende Migrationsraten (*Sex-biased Migration*) sowie *Sex-biased Admixture* zur weiteren genetischen Prägung des pazifischen Untersuchungsgebiets. Auf diese Weise gelangten beispielsweise weitere asiatische Marker-Varianten über die Inseln Südost-Asiens und über Polynesien nach Ost- und West-Mikronesien, oder zusätzliche papuanische Marker-Varianten nach Ost- und Zentral-Mikronesien (vgl. Intoh 1997; Abb. 34i).



## APPENDIX





## TABELLEN

## A.1 KLASSISCHE GENETISCHE MARKER (ABO, MNS, RHESUS)

Die Tabelle gibt einen Überblick über die im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendeten Stichproben für pazifische sowie global verteilte Populationen wieder. Die Daten wurden dabei aus den unter „Referenz“ aufgelisteten Publikationen gewonnen, wobei für jede der aufgeführten Stichproben der Stichprobenumfang, siehe  $n(\text{ABO})$ ,  $n(\text{MNS})$  und  $n(\text{Rhesus})$ , sowie die ermittelte geographische Referenzierung angegeben wurde. Zusätzlich gibt die auf den folgenden Seiten wiedergegebene Tabelle Auskunft über die Zugehörigkeit der Stichproben zu einem der ermittelten Cluster („Gruppe“ und „Untergruppe“) und über die Sprachgruppen-Zugehörigkeit der beprobten pazifischen Kohorten („Sprachgruppe“). Die Abkürzungen „AN“ bzw. „NAN“ stehen dabei für austronesische bzw. nicht-austronesische Sprachgruppen.

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(ABO)	n(MNS)	n(Rhesus)	Referenz
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-7,364	146,756	197	197	197	Armytage et al. 1959
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-7,195	146,641	69	69	69	Armytage et al. 1959
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-7,493	146,035	87	87	87	Blake et al. 1981
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-9,136	142,780	110	110	110	Booth & eka Oraka 1968
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-7,918	145,756	120	120	120	Booth & eka Oraka 1968
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-8,753	146,594	152	152	152	Booth & eka Oraka 1968
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-9,839	147,588	101	101	101	Booth & eka Oraka 1968
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-10,083	147,717	90	90	90	Booth & eka Oraka 1968
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-10,050	148,200	101	101	101	Booth & eka Oraka 1968
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	AN	-9,367	150,267	133	133	202	Booth & Saave 1970
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	AN	-8,667	150,917	161	161	161	Booth & Saave 1970
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	AN	-10,683	152,717	56	56	56	Booth & Saave 1970
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-5,841	154,787	62	62	62	Booth & Vines 1967
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-5,837	155,085	43	43	43	Booth & Vines 1967
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-6,746	155,685	43	43	43	Booth & Vines 1967
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	AN	-3,330	154,750	36	36	324	Booth & Vines 1969
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	AN	-8,724	146,586	152	152	152	Booth et al. 1981
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	AN	-8,583	146,811	84	84	84	Booth et al. 1981
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-8,197	146,937	102	98	98	Booth et al. 1981
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-7,972	147,021	90	90	90	Booth et al. 1981
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-7,796	147,062	158	91	91	Booth et al. 1981
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-7,990	147,581	296	203	35	Booth et al. 1981
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-8,367	147,833	118	88	88	Booth et al. 1981
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-8,684	148,032	111	111	111	Booth et al. 1981
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-9,096	149,246	53	49	49	Booth et al. 1981
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-8,766	148,322	228	209	209	Booth et al. 1981
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-4,233	152,133	79	79	79	Booth et al. 1969
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-4,317	152,150	71	71	71	Booth et al. 1969
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,833	151,333	45	45	45	Booth et al. 1969
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-6,133	149,617	45	45	45	Booth et al. 1969
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,517	150,333	67	67	67	Booth et al. 1969
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,467	148,367	105	105	105	Booth et al. 1969
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	NAN	-4,550	145,999	984	914	928	Boyce et al. 1987
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	NAN	-4,716	145,919	789	324	673	Boyce et al. 1987
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-8,477	115,566	148	148	148	Breguet et al. 1982
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-8,383	115,517	99	99	99	Breguet et al. 1982

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(ABO)	n(MNS)	n(Rhesus)	Referenz
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-4,321	152,139	285	286	285	Champruss et al. 1963
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	NAN	-5,141	144,725	189	189	189	Champruss et al. 1960
Pazifik	Taiwan	ISEA			24,096	121,313	127	127	127	Chen et al. 1985
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG		-7,217	146,283	111	111	111	Craggs et al. 1958
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua		-2,600	140,567	240	136	240	de Vries & Nijenhuis 1960
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-8,165	156,934	101	101	101	Douglas et al. 1962
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-7,000	156,964	24	24	24	Douglas et al. 1962
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	NAN	-7,730	156,625	30	30	30	Douglas et al. 1962
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-7,226	155,634	31	31	31	Douglas et al. 1966
Pazifik	Cook-Inseln	Polynesien	Cook-Inseln	AN	-19,983	-158,117	100	100	100	Douglas et al. 1966
Pazifik	Cook-Inseln	Polynesien	Cook-Inseln	AN	-9,006	-157,969	37	37	37	Douglas & Staveley 1959
Pazifik	Cook-Inseln	Polynesien	Cook-Inseln	AN	-10,204	-161,058	60	60	60	Douglas & Staveley 1959
Pazifik	Cook-Inseln	Polynesien	Cook-Inseln	AN	-10,908	-165,817	30	30	30	Douglas & Staveley 1959
Pazifik	Cook-Inseln	Polynesien	Cook-Inseln	AN	-21,250	-159,750	71	71	71	Douglas & Staveley 1959
Pazifik	Cook-Inseln	Polynesien	Cook-Inseln	AN	-19,966	158,866	16	16	16	Douglas & Staveley 1959
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-8,717	148,365	228	209	209	Dowell et al. 1967
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-8,840	148,005	90	90	90	Dowell et al. 1967
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-7,333	142,000	52	51	52	Dunn et al. 1956
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG		-5,167	145,333	26	26	26	Dunn et al. 1956
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-3,000	151,500	43	43	43	Dunn et al. 1956
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-7,333	145,000	137	123	132	Dunn et al. 1956
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG		-6,833	146,667	159	154	157	Dunn et al. 1956
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG		-4,266	142,782	178	152	175	Dunn et al. 1956
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-9,000	148,083	99	98	98	Dunn et al. 1956
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG		-10,250	150,000	74	71	72	Dunn et al. 1956
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-9,479	147,149	105	104	104	Dunn et al. 1956
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan		25,067	121,517	98	98	96	Fraser et al. 1965
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan		23,831	120,784	100	99	98	Fraser et al. 1965
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan		24,983	121,211	102	102	102	Fraser et al. 1965
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-5,847	155,123	116	116	116	Friedlaender 1971
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-5,957	155,296	98	98	98	Friedlaender 1971
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-6,098	155,290	180	180	180	Friedlaender 1971
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-6,132	155,316	53	53	53	Friedlaender 1971
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-6,131	155,344	101	101	101	Friedlaender 1971
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-6,160	155,363	117	117	117	Friedlaender 1971
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-6,181	155,371	93	93	93	Friedlaender 1971

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(ABO)	n(MNS)	n(Rhesus)	Referenz
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanisien	Salomonen	NAN	-6,214	155,360	127	127	127	Friedlaender 1971
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanisien	Salomonen	NAN	-6,220	155,379	96	96	96	Friedlaender 1971
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanisien	Salomonen	NAN	-6,241	155,463	206	206	206	Friedlaender 1971
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanisien	Salomonen	NAN	-6,282	155,475	62	62	62	Friedlaender 1971
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanisien	Salomonen	NAN	-6,320	155,529	115	115	115	Friedlaender 1971
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanisien	Salomonen	NAN	-6,287	155,477	60	60	60	Friedlaender 1971
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanisien	Salomonen	NAN	-6,699	155,520	89	89	89	Friedlaender 1971
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanisien	Salomonen	NAN	-6,712	155,589	114	114	114	Friedlaender 1971
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanisien	Salomonen	NAN	-6,675	155,574	26	26	26	Friedlaender 1971
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanisien	Salomonen	NAN	-6,206	155,539	109	109	109	Friedlaender 1971
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanisien	Salomonen	NAN	-6,186	155,519	246	246	246	Friedlaender 1971
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-5,318	138,420	402	401	402	Gajdusek et al. 1978
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,020	139,128	268	268	268	Gajdusek et al. 1978
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,427	139,193	69	69	69	Gajdusek et al. 1978
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-3,198	136,908	66	66	66	Gajdusek et al. 1978
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-3,011	137,956	196	196	196	Gajdusek et al. 1978
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,449	146,145	235	235	235	Giles et al. 1966
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,274	146,124	71	71	71	Giles et al. 1966
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,583	146,583	144	144	144	Giles et al. 1966
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,593	146,111	111	111	111	Giles et al. 1966
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,833	146,633	112	112	112	Giles et al. 1966
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,467	146,300	130	130	130	Giles et al. 1966
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,250	146,283	211	211	211	Giles et al. 1966
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,623	146,062	215	215	215	Giles et al. 1966
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,950	146,717	168	168	168	Giles et al. 1966
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,742	146,955	148	148	148	Giles et al. 1966
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	NAN	-6,210	146,485	106	106	106	Giles et al. 1966
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	NAN	-6,442	146,745	123	123	123	Giles et al. 1966
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG		-6,383	146,117	108	107	108	Giles et al. 1966
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,383	146,183	227	227	227	Giles et al. 1966
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,267	146,483	164	164	164	Giles et al. 1966
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,850	146,367	95	95	95	Giles et al. 1966
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,617	146,083	195	195	195	Giles et al. 1966
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,097	146,191	159	160	160	Giles et al. 1966
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,383	146,150	97	97	97	Giles et al. 1966
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Salomonen	NAN	-6,228	155,634	183	183	183	Giles et al. 1966

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(ABO)	n(MNS)	n(Rhesus)	Referenz
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,390	146,245	103	103	103	Giles et al. 1970
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,367	146,250	87	87	87	Giles et al. 1970
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,440	146,245	61	61	61	Giles et al. 1970
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,549	146,250	95	95	95	Giles et al. 1970
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,560	146,245	91	91	91	Giles et al. 1970
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,530	146,300	45	45	45	Giles et al. 1970
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,417	146,283	68	68	68	Giles et al. 1970
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-3,900	136,317	139	137	137	Graydon et al. 1958
Pazifik	Malaysia	ISEA	Indonesien	AN	2,421	111,577	176	100	172	Graydon et al. 1952
Pazifik	Malaysia	ISEA	Indonesien	AN	-4,683	114,566	178	49	178	Graydon et al. 1952
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	AN	-9,410	147,079	460	460	459	Groves et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	AN	-9,410	147,079	294	294	294	Groves et al. 1958
Pazifik	Fid. St. Mikronesien	O.-Mikronesien	Fid. St. Mikronesien	AN	9,533	138,117	451	254	450	Hainline et al. 1969
Pazifik	China	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)		23,775	115,428	200	200	200	Hoa & Du 1993
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,433	145,000	864	864	864	Ivinskis et al. 1956
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	AN	-9,884	149,460	134	134	134	Jenkins et al. 1983
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	AN	-7,417	144,233	339	339	339	Jüptner et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	NAN	-4,356	151,698	674	674	674	Kariks & Walsh 1968
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen		-6,216	155,633	2858	2858	2858	Kariks et al. 1957
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	SO.-PNG	AN	-8,365	146,985	433	433	433	Kariks et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,024	145,338	492	492	492	Kariks et al. 1960
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,107	145,516	396	396	396	Kariks et al. 1960
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,953	145,259	489	489	489	Kariks et al. 1960
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,462	145,283	250	250	250	Kariks et al. 1960
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,050	145,200	456	246	246	Kariks et al. 1960
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,227	145,464	250	250	250	Kariks et al. 1960
Pazifik	Neukaledonien	Melanesien	Neukaledonien	AN	-20,567	164,267	50	50	50	Koortzoff & Walsh 1955
Pazifik	Neukaledonien	Melanesien	Neukaledonien	AN	-21,077	165,396	31	31	31	Koortzoff & Walsh 1955
Pazifik	Neukaledonien	Melanesien	Neukaledonien	AN	-22,145	166,664	100	100	100	Koortzoff & Walsh 1955
Pazifik	Tonga	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-20,588	-174,810	102	102	102	Koortzoff & Walsh 1957a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-6,294	155,550	191	182	185	Lai & Bloom 1982
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-8,294	160,790	379	379	379	Lai & Bloom 1982
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-8,493	160,807	447	448	448	Lai & Bloom 1982
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-6,392	155,308	416	369	413	Lai & Bloom 1982
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-5,819	154,968	345	317	333	Lai & Bloom 1982
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-9,767	161,950	328	285	267	Lai & Bloom 1982

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(ABO)	n(MNS)	n(Rhesus)	Referenz
Pazifik	Salomonen	Polynesien		AN	-5,317	159,367	504	479	405	Lai & Bloom 1982
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,267	144,617	23	23	23	Long et al. 1986
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,267	144,633	13	13	13	Long et al. 1986
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,240	144,639	6	6	6	Long et al. 1986
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,268	144,675	6	6	6	Long et al. 1986
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,317	144,733	11	10	11	Long et al. 1986
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,307	144,739	23	20	23	Long et al. 1986
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,317	144,767	48	43	48	Long et al. 1986
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,351	144,797	38	32	38	Long et al. 1986
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,222	144,809	8	8	8	Long et al. 1986
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,190	144,768	21	21	21	Long et al. 1986
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,155	144,726	32	32	32	Long et al. 1986
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,442	143,721	212	212	212	Macintosh et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,472	143,740	313	313	313	Macintosh et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,611	143,867	210	210	210	Macintosh et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,456	143,652	453	454	454	Macintosh et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,625	143,915	80	80	80	Macintosh et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,412	143,562	117	117	117	Macintosh et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,639	143,837	61	61	61	Macintosh et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,726	143,929	53	53	53	Macintosh et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,641	143,931	69	69	69	Macintosh et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,381	143,382	62	62	62	Macintosh et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,512	143,517	57	57	57	Macintosh et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,528	143,597	83	83	83	Macintosh et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,861	143,593	63	63	63	Macintosh et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,492	143,477	185	185	185	Macintosh et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,329	143,917	137	137	137	Macintosh et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,417	143,416	113	113	113	Macintosh et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,149	143,647	59	59	59	Macintosh et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,852	142,952	126	54	54	Macintosh et al. 1958
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,225	142,229	147	147	147	MacLennan et al. 1967
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,867	144,217	473	473	473	MacLennan et al. 1960
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	NAN	-3,577	142,770	392	392	392	MacLennan et al. 1960
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-2,087	146,940	138	91	138	Malcolm et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	AN	-5,250	154,633	79	79	79	McLoughlin et al. 1982a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,065	145,324	90	90	90	McLoughlin et al. 1982b

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(ABO)	n(MNS)	n(Rhesus)	Referenz
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-1,651	150,672	54	54	54	Moodie et al. 1969
Pazifik	Föd. St. Mikronesien	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	6,218	160,703	333	333	333	Morton & Yamamoto 1973
Pazifik	Föd. St. Mikronesien	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	6,683	159,756	204	204	204	Morton & Yamamoto 1973
Pazifik	Föd. St. Mikronesien	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	6,850	158,217	190	190	190	Morton & Yamamoto 1973
Pazifik	Föd. St. Mikronesien	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	5,313	162,974	254	254	254	Morton & Yamamoto 1973
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-2,669	140,025	127	107	130	Nijenhuis & de Vries 1960
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	AN	-0,977	135,956	87	87	87	Nijenhuis & van der Hoeven 1956
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-5,541	138,143	147	90	146	Nijenhuis et al. 1960
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-2,301	138,034	40	40	40	Nijenhuis et al. 1966
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-1,854	137,843	56	56	56	Nijenhuis et al. 1966
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-1,814	137,936	26	26	26	Nijenhuis et al. 1966
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-2,300	137,799	20	20	20	Nijenhuis et al. 1966
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-1,630	138,046	22	22	22	Nijenhuis et al. 1966
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-1,490	137,897	53	53	53	Nijenhuis et al. 1966
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-2,283	139,600	60	60	60	Nijenhuis et al. 1966
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-2,300	140,100	14	14	14	Nijenhuis et al. 1966
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-2,361	140,149	27	27	27	Nijenhuis et al. 1966
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-2,404	140,360	57	57	57	Nijenhuis et al. 1966
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-2,476	140,331	20	20	20	Nijenhuis et al. 1966
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-2,400	140,217	60	60	60	Nijenhuis et al. 1966
Pazifik	USA	W.-Mikronesien	Marianen	AN	13,400	144,717	343	343	343	Plato & Cruz 1967
Pazifik	USA	W.-Mikronesien	Marianen	AN	15,185	145,741	142	142	142	Plato et al. 1966
Pazifik	USA	W.-Mikronesien	Marianen	AN	15,185	145,741	144	144	144	Plato et al. 1966
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	5,374	101,363	34	33	35	Polunin & Sneath 1953
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	5,487	101,241	39	18	18	Polunin & Sneath 1953
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	5,359	101,137	51	16	16	Polunin & Sneath 1953
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	5,805	100,934	19	19	19	Polunin & Sneath 1953
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	5,805	100,934	13	13	13	Polunin & Sneath 1953
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	4,562	101,218	44	44	44	Polunin & Sneath 1953
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	3,450	101,845	31	31	31	Polunin & Sneath 1953
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	3,472	101,621	46	46	46	Polunin & Sneath 1953
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	-5,127	141,637	134	134	134	Rieckmann et al. 1961
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,039	141,677	164	164	164	Rieckmann et al. 1961
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-11,657	160,285	109	109	109	Simmons & Gajdusek 1966
Pazifik	Salomonen	Polynesien	Polynesien	AN	-11,296	159,791	66	66	66	Simmons & Gajdusek 1966
Pazifik	Chile	Polynesien	Osterinsel	AN	-27,119	-109,355	51	51	51	Simmons & Graydon 1957

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(ABO)	n(MNS)	n(Rhesus)	Referenz
Pazifik	Frankreich	Polynesien	Gambier-Inseln	AN	-23,109	-134,966	22	22	22	Simmons & Graydon 1957
Pazifik	Frankreich	Polynesien	Austral-Inseln	AN	-23,383	-149,450	12	12	12	Simmons & Graydon 1957
Pazifik	Frankreich	Polynesien	Austral-Inseln	AN	-27,606	-144,344	17	17	17	Simmons & Graydon 1957
Pazifik	Frankreich	Polynesien	Austral-Inseln	AN	-23,867	-147,667	6	6	6	Simmons & Graydon 1957
Pazifik	Frankreich	Polynesien	Marquesas	AN	-8,833	-140,167	24	24	24	Simmons & Graydon 1957
Pazifik	Frankreich	Polynesien	Marquesas	AN	-9,750	-139,000	6	6	6	Simmons & Graydon 1957
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-5,399	138,045	25	25	25	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,293	138,416	92	92	92	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,308	138,522	31	31	31	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,377	138,465	25	25	25	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-7,026	139,246	69	69	69	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,893	138,923	94	94	94	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,290	138,522	27	27	27	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,321	138,640	32	32	32	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,323	138,667	28	28	28	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,374	138,462	20	20	20	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,339	138,726	69	69	69	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,319	138,712	12	12	12	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,320	139,080	84	84	84	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,117	138,975	116	116	116	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,128	138,971	9	9	9	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,134	139,011	36	36	36	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,292	139,020	21	21	21	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,642	139,939	8	8	8	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,624	140,463	39	39	39	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-5,847	140,762	12	12	12	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-7,604	139,675	14	14	14	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-7,858	138,311	22	22	22	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-3,703	137,965	184	184	184	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-9,750	137,628	25	25	25	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-4,274	137,441	22	22	22	Simmons et al. 1967
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-2,500	140,417	133	133	133	Simmons et al. 1967
Pazifik	Vanuatu	Melanesien	Vanuatu	AN	-17,745	168,306	70	70	70	Simmons et al. 1954a
Pazifik	Vanuatu	Melanesien	Vanuatu	AN	-17,690	168,289	13	13	13	Simmons et al. 1954a
Pazifik	Vanuatu	Melanesien	Vanuatu	AN	-17,769	168,285	36	36	36	Simmons et al. 1954a
Pazifik	Vanuatu	Melanesien	Vanuatu	AN	-17,772	168,817	34	34	34	Simmons et al. 1954a



Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(ABO)	n(MNS)	n(Rhesus)	Referenz
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,538	148,573	17	17	17	Simmons et al. 1964a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,534	148,583	14	14	14	Simmons et al. 1964a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,527	148,520	22	22	22	Simmons et al. 1964a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,533	148,528	22	22	22	Simmons et al. 1964a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,539	148,552	12	12	12	Simmons et al. 1964a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,535	148,515	21	21	21	Simmons et al. 1964a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	NAN	-4,450	152,083	109	109	109	Simmons et al. 1964a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-4,423	152,127	74	74	74	Simmons et al. 1964a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,492	143,477	324	120	324	Simmons et al. 1968
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,867	144,217	94	31	94	Simmons et al. 1968
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,500	145,617	44	34	44	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,467	145,617	88	83	88	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,583	145,667	140	139	140	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,450	146,650	36	35	36	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,583	145,633	36	34	36	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,733	145,633	63	50	63	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,695	145,548	110	105	110	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,700	145,650	47	47	47	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,683	145,667	26	26	26	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,700	145,500	25	23	25	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,667	145,533	31	23	31	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,533	145,550	200	182	200	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,717	145,550	153	143	153	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,533	145,483	41	38	41	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,750	145,383	42	41	42	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,633	145,533	175	174	175	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,600	145,583	32	23	32	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,583	145,583	100	100	100	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,550	145,567	72	25	72	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,520	145,756	172	101	172	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,561	145,732	49	33	49	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,567	145,350	155	155	155	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,583	145,367	61	61	61	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,533	145,417	25	25	25	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,276	145,619	44	35	44	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,394	145,587	53	52	53	Simmons et al. 1972

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(ABO)	n(MNS)	n(Rhesus)	Referenz
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,440	145,548	191	187	191	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,380	145,618	129	129	129	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,276	145,868	68	59	68	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,687	145,766	27	20	27	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,300	146,033	36	36	36	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,648	145,722	51	51	51	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,687	145,803	50	50	50	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,633	145,200	72	72	72	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,200	144,950	28	28	28	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,898	145,424	54	29	54	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,379	144,936	33	33	33	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,395	144,909	51	51	51	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,418	145,896	33	117	33	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,635	145,907	35	33	35	Simmons et al. 1972
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,550	145,967	172	35	172	Simmons et al. 1972
Pazifik	Föd. St. Mikronesien	W.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	9,533	138,117	17	17	17	Simmons et al. 1965a
Pazifik	Föd. St. Mikronesien	W.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	10,017	139,790	71	71	71	Simmons et al. 1965a
Pazifik	Föd. St. Mikronesien	W.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	10,029	139,797	43	43	43	Simmons et al. 1965a
Pazifik	Föd. St. Mikronesien	W.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	10,088	139,708	132	132	132	Simmons et al. 1965a
Pazifik	Föd. St. Mikronesien	W.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	9,907	139,657	67	67	67	Simmons et al. 1965a
Pazifik	Palau	W.-Mikronesien	Palau	AN	6,900	134,133	107	107	107	Simmons et al. 1965a
Pazifik	Palau	W.-Mikronesien	Palau	AN	7,361	134,479	39	39	39	Simmons et al. 1965a
Pazifik	Palau	W.-Mikronesien	Palau	AN	7,269	134,412	11	11	11	Simmons et al. 1965a
Pazifik	Föd. St. Mikronesien	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	6,836	152,702	21	21	21	Simmons et al. 1965a
Pazifik	Föd. St. Mikronesien	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	6,875	152,699	43	43	43	Simmons et al. 1965a
Pazifik	Föd. St. Mikronesien	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	6,017	172,066	26	26	26	Simmons et al. 1965a
Pazifik	Föd. St. Mikronesien	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	5,300	153,700,000	27	27	27	Simmons et al. 1965a
Pazifik	Föd. St. Mikronesien	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	5,454	153,459	25	25	25	Simmons et al. 1965a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	NAN	-3,533	142,800	49	49	49	Simmons et al. 1965b
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	NAN	-3,533	142,850	61	61	61	Simmons et al. 1965b
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	NAN	-3,600	142,850	45	45	45	Simmons et al. 1965b
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	NAN	-3,767	142,967	75	75	75	Simmons et al. 1965b
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	NAN	-3,686	143,146	78	78	78	Simmons et al. 1965b
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	NAN	-3,700	143,250	97	97	97	Simmons et al. 1965b
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	NAN	-3,675	143,262	61	61	61	Simmons et al. 1965b
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,499	150,467	103	103	94	Simmons et al. 1956

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(ABO)	n(MNS)	n(Rhesus)	Referenz
Pazifik	Marshall-Inseln	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	8,894	170,841	50	40	50	Simmons et al. 1952
Pazifik	Marshall-Inseln	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	8,863	171,062	35	26	35	Simmons et al. 1952
Pazifik	Marshall-Inseln	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	8,497	171,190	32	17	32	Simmons et al. 1952
Pazifik	Marshall-Inseln	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	8,308	171,160	66	16	66	Simmons et al. 1952
Pazifik	Marshall-Inseln	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	8,449	171,171	59	39	59	Simmons et al. 1952
Pazifik	Marshall-Inseln	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	7,063	171,552	71	20	71	Simmons et al. 1952
Pazifik	Marshall-Inseln	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	6,995	171,679	54	17	54	Simmons et al. 1952
Pazifik	Marshall-Inseln	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	6,210	171,718	30	22	30	Simmons et al. 1952
Pazifik	Marshall-Inseln	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	6,017	172,066	16	12	16	Simmons et al. 1952
Pazifik	Marshall-Inseln	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	4,637	168,650	52	22	52	Simmons et al. 1952
Pazifik	Marshall-Inseln	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	4,583	168,731	66	18	66	Simmons et al. 1952
Pazifik	Marshall-Inseln	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	7,067	171,267	23	7	23	Simmons et al. 1952
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,398	143,483	110	112	83	Sinnett et al. 1970
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,391	143,446	66	66	53	Sinnett et al. 1970
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,373	143,419	120	120	120	Sinnett et al. 1970
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,398	143,484	79	79	79	Sinnett et al. 1970
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,399	143,232	123	123	123	Sinnett et al. 1970
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,397	143,481	63	63	63	Sinnett et al. 1970
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,403	143,478	152	152	152	Sinnett et al. 1970
Pazifik	Neuseeland	Polynesien	Neuseeland	AN	-38,617	176,840	66	66	66	Staveley & Douglas 1958
Pazifik	Neuseeland	Polynesien	Neuseeland	AN	-38,187	177,038	101	101	101	Staveley & Douglas 1958
Pazifik	Tonga	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-20,588	-174,810	200	200	200	Staveley & Douglas 1959
Pazifik	Indonesien	W.-Papua	W.-Papua	NAN	-5,516	138,100	145	145	145	Tommaseo et al. 1992
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,446	145,346	36	27	36	Vines & Booth 1965
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,012	144,869	91	49	91	Vines & Booth 1965
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,930	143,329	65	65	65	Vines & Booth 1965
Pazifik	Fidschi	Melanisien	Fidschi	AN	-18,000	179,000	100	100	100	Walsh & Koopzoff 1954
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,867	144,666	271	271	271	Walsh et al. 1960
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	16,000	121,000	402	402	401	Walsh et al. 1954
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	11,000	123,500	70	70	70	Walsh et al. 1954
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,365	142,534	188	188	188	Walsh et al. 1966
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,290	145,860	375	375	375	Watson et al. 1961
Pazifik	Papua-Neuguinea	Polynesien	Hochland-PNG	AN	-4,750	156,978	231	197	197	Willis & Booth 1968
Pazifik	Papua-Neuguinea	Polynesien	Polynesien	AN	-4,525	159,400	124	100	81	Willis & Booth 1968
Asien	Türkei				36,810	34,630	108	108	108	Aksoy et al. 1958
Asien	Türkei				36,810	34,630	118	116	118	Aksoy et al. 1958

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(ABO)	n(MNS)	n(Rhesus)	Referenz
Amerika	Kanada				61,984	-132,421	92	92	92	Alfred et al. 1972a
Amerika	Kanada				60,051	-128,908	83	43	83	Alfred et al. 1972a
Amerika	Kanada				49,333	-126,167	198	198	198	Alfred et al. 1969
Amerika	Kanada				52,080	-123,305	195	185	186	Alfred et al. 1970
Afrika	Uganda				2,751	34,181	95	102	109	Albrook et al. 1965
Afrika	Kenia				-0,631	36,320	128	128	128	Allison et al. 1952
Afrika	Kenia				-0,940	36,973	124	124	124	Allison et al. 1952
Europa	Schweden				66,512	19,643	193	193	193	Allison et al. 1956
Afrika	Uganda				-0,482	29,990	117	117	117	Allison et al. 1954
Afrika	Tansania				-3,850	35,550	93	93	93	Allison et al. 1954
Afrika	Uganda				-1,283	29,683	33	33	33	Allison et al. 1954
Asien	Korea				38,317	127,233	115	115	115	Bajatzdeh & Walter 1969
Europa	Griechenland				35,201	24,138	171	171	171	Barnicott et al. 1965
Amerika	Kanada				53,967	-71,583	152	152	152	Blumberg et al. 1964
Amerika	Kanada				53,967	-71,583	84	84	84	Blumberg et al. 1964
Amerika	Peru				-15,843	-70,024	58	58	58	Best et al. 1962
Amerika	Peru				-15,843	-70,024	119	119	119	Best et al. 1962
Asien	Nepal				27,695	85,352	290	153	183	Bhasin 1974
Asien	Indien				34,103	74,768	294	176	255	Bhattacharjee 1966
Asien	Indien				34,103	74,768	320	214	287	Bhattacharjee 1966
Asien	Indien				23,363	85,336	184	184	169	Bhattacharjee & Kumar 1969
Afrika	Benin				10,698	1,063	283	283	283	Bondi et al. 1996
Asien	Nepal				28,250	83,917	200	200	200	Bird et al. 1957
Afrika	Nigeria				11,148	7,829	148	148	148	Blumberg et al. 1961
Afrika	Nigeria				10,003	4,643	135	135	135	Blumberg et al. 1961
Amerika	Kanada				55,823	-121,772	59	63	63	Alfred et al. 1972b
Amerika	Kanada				56,718	-120,473	19	19	19	Alfred et al. 1972b
Amerika	Kanada				56,733	-120,817	81	81	81	Alfred et al. 1972b
Amerika	Kanada				58,762	-122,740	34	34	34	Alfred et al. 1972b
Amerika	Kanada				58,817	-122,538	31	31	30	Alfred et al. 1972b
Amerika	Kanada				58,805	-122,697	42	43	43	Alfred et al. 1972b
Afrika	Sudan				15,597	32,504	133	100	133	Brooks et al. 1953
Amerika	Brasilien				0,111	-58,866	166	166	166	Callegari-Jacques et al. 1996
Amerika	Nigeria				7,201	4,247	145	112	145	Chalmers et al. 1953
Afrika	Nigeria				7,092	9,235	106	57	106	Chalmers et al. 1953
Afrika	Nigeria				9,567	9,083	124	123	124	Chalmers et al. 1953

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(ABO)	n(MNS)	n(Rhesus)	Referenz
Afrika	Nigeria				11,148	7,829	167	159	164	Chalmers et al. 1953
Afrika	Komoren				-11,688	43,365	164	162	164	Chiaroni et al. 2004
Amerika	Kanada				71,000	-110,000	320	320	320	Chown & Lewis 1959
Amerika	USA				56,298	-158,404	97	97	97	Chown & Lewis 1962
Amerika	USA				56,298	-158,404	80	80	80	Chown & Lewis 1962
Amerika	USA				56,298	-158,404	80	80	80	Chown & Lewis 1962
Europa	Griechenland				38,301	23,741	3187	642	3317	Constantoulis & Paidoussis 1958
Amerika	USA				70,647	-160,016	111	111	111	Corcoran et al. 1959
Amerika	USA				71,294	-156,763	64	64	64	Corcoran et al. 1959
Amerika	USA				68,143	-151,734	55	55	55	Corcoran et al. 1959
Amerika	USA				62,382	-140,876	11	11	11	Corcoran et al. 1959
Amerika	USA				68,122	-145,528	78	78	78	Corcoran et al. 1959
Amerika	USA				66,568	-145,256	110	110	110	Corcoran et al. 1959
Amerika	USA				66,360	-147,397	18	18	18	Corcoran et al. 1959
Amerika	USA				57,052	-135,758	79	79	79	Corcoran et al. 1959
Amerika	Mexiko				19,127	-98,163	257	200	256	Crawford et al. 1974
Amerika	USA				43,117	-75,950	271	211	209	Doebelin & Mohn 1967
Afrika	Sudan				19,617	37,220	99	100	100	El Hassan et al. 1968
Amerika	Bolivia				-18,181	-68,193	221	217	221	Ferrell et al. 1978
Amerika	Bolivia				-18,181	-67,407	94	94	94	Ferrell et al. 1978
Afrika	Marokko				35,684	-5,827	101	101	101	Fernández-Santander et al. 1999
Europa	Spanien				36,900	-3,424	163	157	163	Fernández-Santander et al. 1999
Asien	Bhutan				27,483	89,633	31	31	31	Glasgow et al. 1968
Europa	Litauen				55,583	24,117	207	202	202	Harvey et al. 1983
Afrika	Marokko				32,297	-4,265	22	146	146	Ikin et al. 1972
Afrika	Südsudan				11,240	32,711	106	106	106	Roberts et al. 1955
Afrika	Äthiopien				14,133	38,749	104	104	104	Ikin & Mourant 1962
Afrika	Äthiopien				8,300	39,117	102	102	102	Ikin & Mourant 1962
Afrika	Äthiopien				8,300	39,117	107	107	107	Ikin & Mourant 1962
Asien	Myanmar				21,100	95,450	83	83	83	Ikin et al. 1969
Afrika	Marokko				31,929	-4,432	256	256	256	Johnson et al. 1963
Asien	Rußland				75,000	103,000	79	79	79	Karaphet et al. 1981
Amerika	USA				35,517	-97,600	267	266	267	Kasprisin et al. 1987
Amerika	USA				35,517	-97,600	154	153	154	Kasprisin et al. 1987
Amerika	USA				35,517	-97,600	69	69	69	Kasprisin et al. 1987
Asien	Indien				23,000	85,000	125	125	125	Kirk et al. 1962

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(ABO)	n(MNS)	n(Rhesus)	Referenz
Australien	Australien				-18,723	146,597	39	39	39	Kooptzoff & Walsh 1957b
Australien	Australien				-26,291	151,931	29	29	29	Kooptzoff & Walsh 1957b
Australien	Australien				-11,583	130,300	12	12	12	Kooptzoff & Walsh 1957b
Australien	Australien				-11,608	133,403	7	7	7	Kooptzoff & Walsh 1957b
Australien	Australien				-12,348	133,034	13	13	13	Kooptzoff & Walsh 1957b
Australien	Australien				-22,250	131,783	18	18	18	Kooptzoff & Walsh 1957b
Australien	Australien				-14,463	132,270	10	10	10	Kooptzoff & Walsh 1957b
Australien	Australien				-23,700	133,870	38	38	38	Kooptzoff & Walsh 1957b
Europa	Norwegen				70,064	27,696	51	49	51	Kornstad 1972
Europa	Norwegen				69,472	25,508	183	171	183	Kornstad 1972
Europa	Norwegen				69,010	23,041	143	103	143	Kornstad 1972
Europa	Norwegen				70,457	23,906	46	36	46	Kornstad 1972
Amerika	Venezuela				10,070	-72,728	138	138	136	Layrisse et al. 1960a
Amerika	Venezuela				10,070	-72,728	176	176	175	Layrisse et al. 1960a
Amerika	Kolumbien				-2,726	-69,744	114	113	113	Layrisse et al. 1963
Amerika	Kolumbien				5,101	-73,052	104	104	104	Layrisse et al. 1963
Amerika	Kolumbien				6,600	-72,694	100	100	100	Layrisse et al. 1963
Amerika	Venezuela				9,410	-72,099	126	119	126	Layrisse et al. 1964
Europa	Frankreich				43,335	-1,316	382	384	384	Levine et al. 1977
Amerika	Kanada				67,571	-139,834	114	92	92	Lewis et al. 1961
Asien	Jemen				12,487	53,860	99	99	99	Lister et al. 1966
Amerika	Venezuela				11,085	-71,854	120	120	120	Layrisse et al. 1960b
Afrika	Ägypten				31,044	31,379	250	250	25	Mahmoud et al. 1987
Asien	Saudi-Arabien				25,972	49,796	465	463	465	Maranjan et al. 1966
Asien	Jemen				16,667	49,500	103	103	103	Marengo-Rowe et al. 1974
Asien	Oman & Arab. Emirate				23,713	55,825	75	75	75	Marengo-Rowe et al. 1974
Asien	Jemen				15,521	46,573	83	83	219	Marengo-Rowe et al. 1974
Amerika	Brasilien				2,512	-61,087	9	9	9	Matson et al. 1968a
Amerika	Brasilien				2,512	-61,087	9	9	9	Matson et al. 1968a
Amerika	Brasilien				-3,575	-49,709	21	21	21	Matson et al. 1968a
Amerika	Brasilien				3,961	-51,724	38	38	38	Matson et al. 1968a
Amerika	Brasilien				2,263	-61,093	10	10	10	Matson et al. 1968a
Amerika	Brasilien				2,263	-61,093	261	259	258	Matson et al. 1968a
Amerika	Brasilien				2,263	-61,093	48	48	48	Matson et al. 1968a
Amerika	Brasilien				2,263	-61,093	27	27	27	Matson et al. 1968a
Amerika	USA				33,178	-111,991	909	904	907	Matson et al. 1968b

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(ABO)	n(MNS)	n(Rhesus)	Referenz
Amerika	USA				33,178	-111,991	37	37	37	Matson et al. 1968b
Amerika	USA				33,178	-111,991	124	124	124	Matson et al. 1968b
Amerika	Argentinien				-40,139	-71,306	178	178	177	Matson et al. 1969
Amerika	Argentinien				-22,095	-62,839	51	51	51	Matson et al. 1969
Amerika	Argentinien				-23,255	-64,244	96	96	96	Matson et al. 1969
Amerika	Argentinien				-23,208	-64,296	142	142	140	Matson et al. 1969
Amerika	Argentinien				-22,455	-63,799	120	120	119	Matson et al. 1969
Amerika	Argentinien				-22,436	-63,678	90	90	90	Matson et al. 1969
Amerika	Argentinien				-32,574	-65,362	230	230	230	Matson et al. 1969
Amerika	Argentinien				-26,586	-60,689	38	38	38	Matson et al. 1969
Amerika	Mexiko				23,317	-102,367	61	61	60	Matson & Swanson 1961
Amerika	Mexiko				23,317	-102,367	80	80	80	Matson & Swanson 1961
Amerika	Guatemala				15,500	-90,250	150	150	150	Matson & Swanson 1961
Amerika	Guatemala				15,500	-90,250	162	162	162	Matson & Swanson 1961
Amerika	Guatemala				15,500	-90,250	116	116	116	Matson & Swanson 1961
Amerika	Nicaragua				13,191	-85,813	77	77	77	Matson & Swanson 1963
Amerika	Nicaragua				14,744	-83,943	150	150	150	Matson & Swanson 1963
Amerika	Nicaragua				11,898	-83,839	38	37	38	Matson & Swanson 1963
Amerika	Nicaragua				14,663	-84,702	103	103	103	Matson & Swanson 1963
Amerika	Nicaragua				12,433	-86,881	29	29	29	Matson & Swanson 1963
Amerika	Belize				17,080	-89,023	248	248	248	Matson & Swanson 1964
Amerika	Belize				15,997	-89,100	119	119	119	Matson & Swanson 1964
Amerika	Panama				8,871	-82,322	240	240	240	Matson & Swanson 1965
Amerika	Panama				9,189	-77,973	388	388	388	Matson & Swanson 1965
Amerika	Panama				8,091	-77,784	80	80	80	Matson & Swanson 1965
Amerika	Ecuador				-0,917	-78,567	372	372	372	Matson et al. 1966
Amerika	Ecuador				-0,115	-78,369	232	232	232	Matson et al. 1966
Amerika	Ecuador				-3,211	-79,105	54	54	54	Matson et al. 1966
Amerika	Ecuador				-0,247	-79,181	36	36	36	Matson et al. 1966
Amerika	Ecuador				-2,431	-77,253	233	233	233	Matson et al. 1966
Amerika	Ecuador				0,898	-78,954	244	244	244	Matson et al. 1966
Amerika	Ecuador				-0,254	-75,912	48	48	48	Matson et al. 1966
Asien	Japan				24,341	124,156	869	70	856	Misawa et al. 1974
Afrika	Eritrea				15,483	38,250	148	148	148	Mourant et al. 1974
Afrika	Eritrea				15,483	38,250	129	129	129	Mourant et al. 1974
Asien	Indien				15,160	79,786	247	235	234	Naidu & Veerajju 1982

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(ABO)	n(MNS)	n(Rhesus)	Referenz
Asien	Indien				15,160	79,786	225	211	208	Naidu & Veerajiu 1982
Asien	Tibet				32,270	87,090	100	93	99	Nijenhuis 1963
Asien	Nepal				28,250	83,917	19	17	18	Nijenhuis 1963
Europa	Irland				53,500	-8,012	295	295	295	Pálsson et al. 1970
Asien	Indien				22,767	74,600	145	145	145	Papila et al. 1978
Asien	Indien				23,217	72,683	200	200	200	Parikh et al. 1969
Asien	Indien				23,217	72,683	200	200	200	Parikh et al. 1969
Asien	Indien				23,217	72,683	200	200	200	Parikh et al. 1969
Amerika	USA				34,868	-87,370	78	78	78	Pollitzer et al. 1962
Asien	Sri Lanka				6,917	80,000	157	92	157	Roberts et al. 1972
Afrika	Kanarische Inseln				27,967	-15,600	182	182	182	Roberts et al. 1966
Asien	Saudi-Arabien				23,565	39,661	42	39	35	Saha et al. 1980
Asien	Saudi-Arabien				19,300	42,500	43	29	39	Saha et al. 1980
Asien	Saudi-Arabien				23,565	39,661	51	45	45	Saha et al. 1980
Afrika	Sudan				13,500	30,567	300	115	115	Saha et al. 1978
Amerika	Brasilien				-10,333	-53,083	162	162	162	Salzano et al. 1972
Amerika	Brasilien				-8,667	-54,000	87	91	91	Salzano et al. 1972
Amerika	Brasilien				-8,167	-53,083	181	135	181	Salzano et al. 1972
Amerika	Brasilien				-5,917	-51,183	92	92	92	Salzano et al. 1972
Australien	Australien				-11,977	135,695	352	179	352	Simmons & Cooke 1969
Australien	Australien				-12,450	130,833	30	30	30	Simmons et al. 1954b
Australien	Australien				-14,990	133,428	12	12	12	Simmons et al. 1954b
Australien	Australien				-22,250	131,783	93	91	93	Simmons et al. 1954b
Australien	Australien				-26,253	131,134	32	32	32	Simmons et al. 1954b
Australien	Australien				-17,059	139,502	47	47	47	Simmons et al. 1964b
Australien	Australien				-16,050	139,269	129	130	130	Simmons et al. 1964b
Australien	Australien				-17,567	139,567	34	34	34	Simmons et al. 1964b
Australien	Australien				-17,342	138,245	17	17	17	Simmons et al. 1964b
Australien	Australien				-17,917	138,817	25	25	25	Simmons et al. 1964b
Australien	Australien				-17,864	138,552	16	16	16	Simmons et al. 1964b
Australien	Australien				-18,650	138,588	7	7	7	Simmons et al. 1964b
Australien	Australien				-19,006	139,895	5	5	5	Simmons et al. 1964b
Australien	Australien				-17,714	140,944	5	5	5	Simmons et al. 1964b
Australien	Australien				-21,334	129,249	12	12	12	Simmons et al. 1964b
Asien	Japan				42,341	142,601	271	265	257	Simmons et al. 1953
Afrika	Somalia				10,000	49,000	1320	1035	1020	Sistonen et al. 1987



Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(ABO)	n(MNS)	n(Rhesus)	Referenz
Europa	Dänemark				56,000	10,000	802	795	789	Skov et al. 1970
Europa	Dänemark				56,000	10,000	427	427	427	Skov et al. 1970
Europa	Slovakia				49,296	20,730	87	87	87	Siváková et al. 1995
Europa	Slovakia				48,701	20,892	105	105	105	Siváková et al. 1997
Asien	Iran				31,897	54,368	151	151	151	Sunderland & Smith 1966
Amerika	Guatemala				15,500	-90,250	355	260	235	Trejda et al. 1961
Afrika	Tansania				-6,266	31,592	162	162	162	Tills et al. 1982
Afrika	Tansania				-7,357	38,096	102	102	102	Tills et al. 1982
Europa	Griechenland				41,633	26,333	1038	1035	1038	Tills et al. 1983
Europa	Irland				53,780	-9,050	234	342	345	Tills et al. 1977
Europa	Irland				53,348	-6,260	656	654	648	Tills et al. 1977
Europa	Irland				52,250	-9,000	378	380	380	Tills et al. 1977
Europa	Griechenland				39,309	22,117	114	114	114	Tsiakalos et al. 1980
Europa	Griechenland				39,150	23,833	278	278	276	Tsiakalos et al. 1980
Asien	Indien				22,648	70,492	102	102	102	Undevia et al. 1978
Asien	Indien				23,896	72,273	83	83	83	Undevia et al. 1978
Asien	Indien				21,170	72,831	82	82	82	Undevia et al. 1978
Europa	Moldau				46,468	29,810	124	123	124	Varsahr et al. 2006
Europa	Italien				40,028	9,069	3288	506	3256	Vona et al. 1994
Asien	Nord-Korea				37,566	126,978	399	399	398	Walsh et al. 1955
Europa	Italien				38,480	14,955	386	205	205	Warwick et al. 1972
Europa	Polen				50,267	19,567	213	213	213	Wolanski et al. 1983
Afrika	Namibia				22,567	17,150	213	201	210	Zoutendyk et al. 1955

## A.2 HLA-KLASSE I- UND -KLASSE II-GENE

Die Tabelle gibt einen Überblick über die im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendeten Stichproben für pazifische sowie global verteilte Populationen wieder. Die Daten wurden dabei aus den unter „Referenz“ aufgelisteten Publikationen gewonnen, wobei für jede der aufgeführten Stichproben der Stichprobenumfang, siehe  $n(A)$ ,  $n(B)$ ,  $n(C)$ ,  $n(DPA_1)$ ,  $n(DPB_1)$ ,  $n(DQA_1)$ ,  $n(DQB_1)$  und  $n(DRB_1)$ , sowie die ermittelte geographische Referenzierung angegeben wurde. Zusätzlich gibt die auf den folgenden Seiten wiedergegebene Tabelle Auskunft über die Zugehörigkeit der Stichproben zu einem der ermittelten Cluster („Gruppe“ und „Untergruppe“) und über die Sprachgruppen-Zugehörigkeit der beprobten pazifischen Kohorten („Sprachgruppe“). Die Abkürzungen „AN“ bzw. „NAN“ stehen dabei für austronesische bzw. nicht-austronesische Sprachgruppen.

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgr.	Lat.	Lon.	n(A)	n(B)	n(C)	n(DPA)	n(DPB)	n(DQA)	n(DQB)	n(DRB)	Referenz
Pazifik	Frankreich	Polynesien	Gambier-Inseln	AN	-23,109	134,966	14	14	14				14	14	Krzewińska 2007
Pazifik	Frankreich	Polynesien	Marquesas	AN	-10,043	138,890	20	20	20				20	20	Krzewińska 2007
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan		24,000	121,000	102	102	102					102	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan		24,000	121,000	55	55	55					55	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	24,000	121,000	106	106	106					106	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	24,000	121,000	55	55	55					55	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	24,000	121,000	51	51	51					51	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	23,767	121,000	101	101	101					101	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	24,000	121,000	51	51	51					51	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	23,000	121,000	50	50	50					50	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	23,000	121,000	51	51	51					51	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	23,000	121,000	98	98	98					98	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	23,000	121,000	50	50	50					50	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	24,000	121,000	50	50	50					50	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	25,000	121,500	55	55	55					55	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	24,000	121,000	51	51	51					51	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	24,000	121,000	30	30	30					30	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	20,367	121,933	50	50	50					50	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Cook-Inseln	Polynesien	Cook-Inseln	AN	-21,233	-159,783				78			78	78	Gao et al. 1992a
Pazifik	Niue	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-19,050	-169,917				70			70	70	Gao et al. 1992a
Pazifik	Tokelau	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-9,167	-171,833				51			51	51	Gao et al. 1992a
Pazifik	Nauru	O-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	-1,000	166,000				67			67	67	Gao et al. 1992a
Pazifik	Kiribati	O-Mikronesien	Kiribati	AN	-1,467	173,033				62			62	62	Gao et al. 1992a
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-7,783	110,367				62			62	62	Gao et al. 1992a
Pazifik	Fidschi	Melanesien	Fidschi	AN	-17,800	178,000				57			57	57	Gao et al. 1992b
Pazifik	Neukaledonien	Melanesien	Neukaledonien	AN	-21,000	165,000	65	65	65				65	65	Gao et al. 1992b
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,083	145,383	57	57	57				57	57	Gao et al. 1992b
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	N.-PNG	AN	-5,217	145,880	65	65	65				65	65	Gao et al. 1992b
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-4,200	152,183	60	60	60				60	60	Main et al. 2001
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,083	144,167	55	55	55						Main et al. 2001
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	SO-PNG	NAN	-7,233	145,333	80	80	80						Main et al. 2001
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	N.-PNG	NAN	-3,800	143,033	131	131	131						Main et al. 2001
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO-Neuguinea	SO-PNG	AN	-10,083	147,833	66	66	66						Shaw et al. 1999
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan		25,083	121,083	7137	7137						7137	Shaw et al. 1999
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan		25,083	121,083	714	714						714	Shaw et al. 1999
Pazifik	USA	Polynesien	Hawaii	AN	21,300	-157,783				39			39	39	Mack et al. 2000

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgr.	Lat.	Lon.	n(A)	n(B)	n(C)	n(DPA1)	n(DPB1)	n(DQA1)	n(DQB1)	n(DRB1)	Referenz
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	SO-PNG	AN	-8,633	146,450					26			26	Nagy et al. 1997
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-8,667	150,917					81			81	Nagy et al. 1997
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-7,500	111,250					58			58	Nagy et al. 1997
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)										74	74	Mack et al. 2000
Pazifik	Indonesien	O-Indonesien	Indonesien		-10,183	123,583					49			49	Mack et al. 2000
Pazifik	Indonesien	O-Indonesien	Indonesien	AN	-2,000	128,000					24			24	Mack et al. 2000
Pazifik	Samoa	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-13,833	-171,750					29			29	Mack et al. 2000
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO-Neuguinea	SO-PNG	AN	-9,500	147,117					47			47	Mack et al. 2000
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	N-PNG	NAN	-3,800	143,033					79			79	Mack et al. 2000
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,167	143,333					94			94	Mack et al. 2000
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	14,583	121,000								34	Mack et al. 2000
Pazifik	USA	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-14,300	-170,700	51	51	51						Severson et al. 1997
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanisien	Bismarck-Archipel	AN	-5,733	150,733					48			48	Zimdahl et al. 1999
Pazifik	Samoa	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-13,833	-171,750					22			22	Zimdahl et al. 1999
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-3,333	114,583					21			21	Zimdahl et al. 1999
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,417	143,500				28		28		28	Zimdahl et al. 1999
Pazifik	Cook-Inseln	Polynesien	Cook-Inseln	AN	-21,200	-159,767				50				50	Velickovic & Carter 2001
Pazifik	Samoa	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-13,833	-171,750				50				50	Velickovic & Carter 2001
Pazifik	Tokelau	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-9,167	-117,833				50				50	Velickovic & Carter 2001
Pazifik	Tonga	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-21,133	-175,200				50				50	Velickovic & Carter 2001
Pazifik	Neuseeland	Polynesien	Neuseeland	AN	-41,717	174,767				55				55	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Nue	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-19,050	-169,917				38				38	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Tonga	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-21,133	-175,200				50				50	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Samoa	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-13,833	-171,750				65				65	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	23,767	121,000								50	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	23,767	121,000								50	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	23,767	121,000								50	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	23,767	121,000								50	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	23,767	121,000								50	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	22,050	121,533								50	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	23,767	121,000								50	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	23,767	121,000								50	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	23,767	121,000								50	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)		3,133	101,700	62	62					62	62	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)		3,133	101,700	1445	1445						1445	Dhaliwal et al. 2007

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgr.	Lat.	Lon.	n(A)	n(B)	n(C)	n(DPA)	n(DPB)	n(DQA)	n(DQB)	n(DRB)	Referenz
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	SO-PNG	NAN	-9,083	143,200	36	36						192	Yoshida et al. 1995
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-6,133	106,167	201	201						36	González-Galarza et al. 2015
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-6,133	106,167	201	201						36	Yuliwulandari et al. 2009
Pazifik	Chile	Polynesien	Osterinsel	AN	-27,117	109,367	21	21	21					21	Thorsby et al. 2009
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)		6,133	102,250	25	25	25				25	25	Edinur et al. 2009
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	AN	2,717	101,950	34	34	34				34	34	Edinur et al. 2009
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)		1,483	103,750	23	23	23				23	23	Edinur et al. 2009
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)		5,667	100,917	25	25	25				25	25	Jinam et al. 2010
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)		5,417	101,133	25	25	25				25	25	Jinam et al. 2010
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	AN	2,933	102,083	25	25	25				25	25	Jinam et al. 2010
Pazifik	Malaysia	ISEA	Indonesien	AN	1,417	110,150	25	25	25				25	25	Jinam et al. 2010
Pazifik	Malaysia	ISEA	Indonesien	AN	2,300	111,817	51	51	51				51	51	Dhaliwal et al. 2010
Pazifik	Malaysia	ISEA	Indonesien	AN	1,417	110,150	50	50	50				50	50	Dhaliwal et al. 2010
Pazifik	Malaysia	ISEA	Indonesien	AN	5,250	117,000	57	57	57				57	57	Dhaliwal et al. 2010
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-7,500	111,250	236	236						236	Yuliwulandari et al. 2010
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	SO-PNG	NAN	-8,917	143,167								63	Ohashi et al. 2000
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	SO-PNG	NAN	-8,917	143,167								59	Ohashi et al. 2000
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	SO-PNG	NAN	-8,917	143,167								79	Ohashi et al. 2000
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	SO-PNG	NAN	-8,917	143,167								65	Ohashi et al. 2000
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	SO-PNG	NAN	-8,917	143,167								46	Ohashi et al. 2000
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	SO-PNG	NAN	-8,917	143,167								43	Ohashi et al. 2000
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	SO-PNG	NAN	-8,917	143,167								50	Ohashi et al. 2000
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	SO-PNG	NAN	-8,917	143,167								90	Ohashi et al. 2000
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	SO-PNG	NAN	-8,917	143,167								55	Ohashi et al. 2000
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	SO-PNG	NAN	-8,917	143,167								26	Ohashi et al. 2000
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	SO-PNG	NAN	-8,917	143,167								51	Ohashi et al. 2000
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	SO-PNG	NAN	-8,917	143,167								34	Ohashi et al. 2000
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	AN	5,250	117,000								48	Dhaliwal et al. 2011
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)		3,150	101,950	951	951	951			951		951	Tan et al. 2016
Pazifik	Neuseeland	Polynesien	Neuseeland	AN	-42,000	174,000	46	46	46					46	Edinur et al. 2013
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)		5,667	100,917	21	21	21					21	Tasnim et al. 2016
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)		4,183	102,050	38	38	38					38	Tasnim et al. 2016
Afrika	Algerien				35,667	-0,667							100	100	Sanchez-Mazas 2006
Afrika	Burkina Faso				12,833	-1,833	53	53	53				53	53	Modiano et al. 2001
Afrika	Kamerun				4,000	9,000				172	172	172	172	172	Begovich et al. 2001
Afrika	Kaerun				3,867	11,517				172	172	126	126	126	Pimthanothai et al. 2001

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgr.	Lat.	Lon.	n(A)	n(B)	n(C)	n(DPA <sub>1</sub> )	n(DPB <sub>1</sub> )	n(DQA <sub>1</sub> )	n(QB <sub>1</sub> )	n(DRB <sub>1</sub> )	Referenz
Afrika	Kamerun				2,917	11,150	174	174	174						Torimiro et al. 2006
Afrika	Kamerun				8,500	14,000	10	10	10						Torimiro et al. 2006
Afrika	Kamerun				3,867	11,517	92	92							Ellis et al. 2000
Afrika	Kamerun				4,050	9,700	50	50	50						Armas et al. 2003
Afrika	Zentralaf. Rep.				3,083	17,500					93		93	93	Renquin et al. 2001
Afrika	Zentralaf. Rep.				3,533	16,067	36	36	36						Armas et al. 2003
Afrika	Kongo				0,067	18,267					90		90	90	Renquin et al. 2001
Afrika	Äquatorialguinea				3,500	8,700			100				100	100	de Pablo et al. 1997
Afrika	Äthiopien				9,017	38,733							98	98	Fort et al. 1998
Afrika	Äthiopien				9,017	38,733							83	83	Fort et al. 1998
Afrika	Gabun				-1,633	13,583					167		167	167	Migot-Nabias et al. 1999
Afrika	Gabun				0,683	10,217				120	120				May et al. 1998
Afrika	Gambia				13,000	-15,000				146	146		146		Begovich et al. 2001
Afrika	Ghana				5,750	0,200	131	131	131						Norman et al. 2013
Afrika	Ghana				6,083	0,200	429	429						429	Yamazaki et al. 2011
Afrika	Guinea-Bissau				12,000	-15,000	65	65						65	Spínola et al. 2005
Afrika	Guinea-Bissau				11,867	-15,600	48								Spínola et al. 2008
Afrika	Elfenbeinküste				5,000	-4,000		44							Ellis et al. 2001
Afrika	Kenia				0,000	35,000	240	240	240						Cao et al. 2004
Afrika	Kenia				0,000	34,100	265	265	265						Cao et al. 2004
Afrika	Kenia				-1,467	36,133	144	144	144		144		144		Luo et al. 2006
Afrika	Kenia				-0,083	34,767	100	100	100		100		100		Arlehamn et al. 2017
Afrika	Liberia				7,000	-9,667				110	110				May et al. 1998
Afrika	Libyen				32,117	20,067	118	118							Galgani et al. 2013
Afrika	Mali				14,067	-3,100	138	138	138						Cao et al. 2004
Afrika	Marokko				33,000	-7,600	98	98	98						Canossi et al. 2010
Afrika	Marokko				33,233	-8,500	96	96				98	98	98	Gómez-Casado et al. 2000
Afrika	Marokko				30,367	-7,367	98	98	98						Canossi et al. 2010
Afrika	Mosambik				-25,967	32,583	202	202						202	Assane et al. 2010
Afrika	Nigeria				7,767	4,000				130	130				May et al. 1998
Afrika	Ruanda				-1,950	30,067							281	281	González-Galarza et al. 2015
Afrika	Ruanda				-1,950	30,067	280	280	280				280	280	Jang et al. 2010
Afrika	Senegal				12,583	-12,150	165	165	165						Sanchez-Mazas et al. 2000
Afrika	Südafrika				-29,000	31,000	100	100							Middleton et al. 2000
Afrika	Südafrika				-30,000	31,000	51	51	51						González-Galarza et al. 2015
Afrika	Südafrika				-24,000	29,500							117	117	Lombard et al. 2006

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgr.	Lat.	Lon.	n(A)	n(B)	n(C)	n(DPA1)	n(DPB1)	n(DQA1)	n(DQB1)	n(DRB1)	Referenz
Afrika	Sudan				12,000	30,750	46	46	46					46	González-Galarza et al. 2015
Afrika	Sudan				14,000	35,000	27	27	27					27	González-Galarza et al. 2015
Afrika	Sudan				14,000	33,517					97				Magzoub et al. 1992
Afrika	Tansania				-6,200	36,433									Abbas et al. 2009
Afrika	Tunesien				35,000	9,000	100	100	100						Ayed et al. 2004
Afrika	Tunesien				33,533	9,967									Guenounou et al. 2006
Afrika	Tunesien				33,883	10,117									Guenounou et al. 2006
Afrika	Tunesien				33,050	10,333	82	82							Hajjej et al. 2006
Afrika	Tunesien				33,883	10,100	95	95							Hajjej et al. 2006
Afrika	Uganda				0,300	32,567									Begovich et al. 2001
Afrika	Uganda				0,050	32,100	161	161		47	47				Cao et al. 2004
Afrika	Uganda				0,333	32,500	175	175							Kijak et al. 2009
Afrika	Sambia				-15,417	28,283	44	44	44						Cao et al. 2004
Afrika	Sambia				-17,850	31,017	230	230	230						González-Galarza et al. 2015
Afrika	Simbabwe				-27,450	-58,983					60				Vullo et al. 1992
Amerika	Argentinien				-32,883	-68,817	420	420							González-Galarza et al. 2015
Amerika	Argentinien				-23,183	-65,333									González-Galarza et al. 2015
Amerika	Argentinien				-38,950	-68,233									González-Galarza et al. 2015
Amerika	Argentinien				-26,183	-58,183	135	135			48	48	61	61	Cerna et al. 1993
Amerika	Argentinien				-27,450	-58,983	49	49			135	135	49	49	Cerna et al. 1993
Amerika	Bolivien				-16,483	-68,117	80	80			49	49	80	80	Martínez-Laso et al. 2006
Amerika	Bolivien				-16,000	-68,000	102	102							Arnaiz-Villena et al. 2005
Amerika	Brasilien				-5,000	-70,000				50	50	50	50	50	González-Galarza et al. 2015
Amerika	Brasilien				-15,583	-56,083									Cerna et al. 1993
Amerika	Brasilien				-20,000	-55,000	60	60	60						Lázaro et al. 1995
Amerika	Brasilien				-25,000	-52,000									Tsuneto et al. 2003
Amerika	Brasilien				-24,500	-51,667									Tsuneto et al. 2003
Amerika	Kanada				54,000	-125,000									Monsalve et al. 1998
Amerika	Kanada				54,000	-125,000									Monsalve et al. 1998
Amerika	Chile				-38,750	-72,667									González-Galarza et al. 2015
Amerika	Kolumbien				11,533	-72,900					54				González-Galarza et al. 2015
Amerika	Kolumbien				2,433	-76,617					49				González-Galarza et al. 2015
Amerika	Kolumbien				6,183	-67,467					27	27	27	27	Trachtenberg et al. 1996
Amerika	Kolumbien				8,083	-76,717					29	29	29	29	Trachtenberg et al. 1996
Amerika	Kolumbien				3,417	-76,517					30	30	30	30	Trachtenberg et al. 1996
Amerika	Kolumbien				1,600	-75,600					30	30	30	30	Trachtenberg et al. 1996





Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgr.	Lat.	Lon.	n(A)	n(B)	n(C)	n(DPA.1)	n(DPB.1)	n(DQA.1)	n(DQB.1)	n(DRB.1)	Referenz
Asien	China				36,500	118,000	7418	7418						7418	González-Galarza et al. 2015
Asien	China				24,033	105,050	101	101	101					101	Yao et al. 2009
Asien	China				33,250	112,967							138	138	Lin et al. 2003
Asien	China				24,500	101,500							128	128	Hu et al. 2008
Asien	China				24,500	101,500	109	109						109	Shi et al. 2008
Asien	China				24,500	101,500	119	119						119	Shi et al. 2008
Asien	China				23,333	113,500	403	403						403	Xiong et al. 2008
Asien	China				26,833	106,833	109	109	109						Chen et al. 2007a
Asien	China				26,833	106,833	153	153	153						Chen et al. 2007a
Asien	China				24,500	101,500	118	118						118	Shi et al. 2006
Asien	China				24,500	101,500					94				Wang et al. 2008a
Asien	China				24,500	101,500				76					González-Galarza et al. 2015
Asien	China				33,000	120,000	3238	3238						3238	Miao et al.
Asien	China				49,700	120,667							94	94	Su et al. 2007
Asien	China				23,100	113,250	264	264	264		264		264	264	Trachtenberg et al. 2007
Asien	China				24,500	101,500									González-Galarza et al. 2015
Asien	China				24,500	101,500							70	70	González-Galarza et al. 2015
Asien	China				24,500	101,500									González-Galarza et al. 2015
Asien	China				24,500	101,500									Hong et al. 2007
Asien	China				36,000	102,000	102	102	102						Chn et al. 2007b
Asien	China				24,450	116,117	100	100	100						Ogata et al. 2007
Asien	China				23,800	108,983	108	108						108	González-Galarza et al. 2015
Asien	China				23,017	113,050	284	284	284						González-Galarza et al. 2015
Asien	China				26,833	106,833									
Asien	China				24,500	101,500							85	85	Liu et al. 2006
Asien	China				23,100	113,250							66	66	González-Galarza et al. 2015
Asien	China				36,500	118,000								314	Lu & Xia 2006
Asien	China				43,800	87,583							98	98	González-Galarza et al. 2015
Asien	China				43,800	87,583						59	59	59	Mizuki et al. 1997
Asien	China				36,000	118,000	139	139				57	57	57	Mizuki et al. 1998
Asien	China				25,033	102,700							139	139	Li et al. 2005
Asien	China				24,500	101,500						76			Pan et al. 2001
Asien	China				26,883	100,233									Liu et al. 2002
Asien	China				23,217	72,683	338	338	338				100	100	Fu et al. 2003
Asien	Indien				13,083	80,267								338	González-Galarza et al. 2015
Asien	Indien				17,333	78,433								137	Agrawal et al. 2008
Asien	Indien				17,333	78,433								98	Jasti et al. 2008
Asien	Indien				17,333	78,433								100	Jasti et al. 2008

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgr.	Lat.	Lon.	n(A)	n(B)	n(C)	n(DPA <sub>1</sub> )	n(DPB <sub>1</sub> )	n(DQA <sub>1</sub> )	n(DQB <sub>1</sub> )	n(DRB <sub>1</sub> )	Referenz
Asien	Indien				13,000	80,000						202	202	156	Rajswari et al. 2007
Asien	Indien				26,833	80,900								202	Agrawal et al. 2007
Asien	Indien				26,500	88,700	40	40							Debnath & Chaudhuri 2006
Asien	Iran				35,683	51,417	15600	15600						15600	González-Galarza et al. 2015
Asien	Iran				35,700	51,417						58	58	58	Amirzargar et al. 2008
Asien	Iran				36,617	48,417						100	100	100	Farjadian & Ghaderi 2007
Asien	Iran				35,317	46,983						100	100	100	Farjadian & Ghaderi 2007
Asien	Iran				27,600	52,500						73	73	73	González-Galarza et al. 2015
Asien	Iran				31,900	54,367						65	65	65	González-Galarza et al. 2015
Asien	Irak				36,850	43,000			209	209				209	González-Galarza et al. 2015
Asien	Japan				38,900	140,683		322							González-Galarza et al. 2015
Asien	Japan				33,917	130,400									Aizawa et al. 2009
Asien	Japan				43,000	142,000	50	50			125			125	Matsushita et al. 2009
Asien	Jordanien				31,950	35,933	15141	15141						50	Barnai et al. 1996
Asien	Mongolei				47,100	118,100	141							15141	Elbjerrami et al. 2013
Asien	Mongolei				48,667	88,300	85							85	González-Galarza et al. 2015
Asien	Mongolei				49,767	91,900	85	85		85	85		85	85	Munkhbat et al. 1997
Asien	Mongolei				47,917	106,917	41	41		41	41		41	41	Munkhbat et al. 1997
Asien	Mongolei				45,000	107,000	200	200	200				200	200	Machulla et al. 2003
Asien	Mongolei				48,000	96,000	104	104	104				104	104	Machulla et al. 2003
Asien	Mongolei				51,000	101,000	144	144	144				144	144	Machulla et al. 2003
Asien	Oman				22,000	56,000	118	118							Middleton et al. 2000
Asien	Pakistan				24,817	66,983	91	91	91				91	91	Mohyuddin 2005
Asien	Pakistan				36,000	73,000	92	92	92				92	92	Mohyuddin et al. 2002
Asien	Pakistan				35,000	71,000	69	69	69				69	69	Mohyuddin et al. 2002
Asien	Rußland				53,617	59,667	112	112				112	112	112	González-Galarza et al. 2015
Asien	Rußland				54,533	60,333	146	146				146	146	146	González-Galarza et al. 2015
Asien	Rußland				54,533	60,333	135	135				135	135	135	González-Galarza et al. 2015
Asien	Rußland				55,000	166,267	85	85	85				85	85	González-Galarza et al. 2015
Asien	Rußland				51,000	143,000	53	53					53	53	Moscoso et al. 2008
Asien	Rußland				51,500	95,083			53						Lou et al. 1998
Asien	Rußland				52,283	104,300						22	22	22	Uinuk-ool et al. 2002
Asien	Rußland				54,900	99,033						43	43	43	Uinuk-ool et al. 2002
Asien	Rußland				61,000	69,000						25	25	25	Uinuk-ool et al. 2002
Asien	Rußland				52,000	136,000						68	68	68	Uinuk-ool et al. 2002
Asien	Rußland				51,000	131,067						73	73	73	Uinuk-ool et al. 2002
Asien	Rußland											35	35	35	Uinuk-ool et al. 2002

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgr.	Lat.	Lon.	n(A)	n(B)	n(C)	n(DPA1)	n(DPB1)	n(DQA1)	n(DQB1)	n(DRB1)	Referenz
Asien	Rußland				48,483	135,067						25	25	25	Uinuk-ool et al. 2002
Asien	Rußland				69,400	86,183						24	24	24	Uinuk-ool et al. 2004
Asien	Rußland				59,200	88,567						17	17	17	Uinuk-ool et al. 2004
Asien	Rußland				66,000	-172,000						71	71	71	Krylov et al. 1995
Asien	Rußland				60,017	93,067				22	22	22	22	22	Grahovac et al. 1998
Asien	Rußland				60,000	98,000				35	35	35	35	35	Grahovac et al. 1998
Asien	Rußland				60,317	165,833				92	92	92	92	92	Grahovac et al. 1998
Asien	Rußland				43,133	131,900				25	25	25	25	25	Grahovac et al. 1998
Asien	Rußland				51,000	143,000				32	32	32	32	32	Grahovac et al. 1998
Asien	Rußland				66,000	-172,000				59	59	59	59	59	Grahovac et al. 1998
Asien	Rußland				64,000	64,000	63	63	63			63	63	63	Evseeva et al. 2002
Asien	Saudi-Arabien				27,517	41,683	213	213	213			213	213	213	González-Galarza et al. 2015
Asien	Saudi-Arabien				24,700	46,717	18	18	18			18	18	18	Abuki et al. 1999
Asien	Sri Lanka				6,933	79,833	101	101	101			101	101	101	Malavige et al. 2007
Asien	Thailand				12,600	102,100				83	83				Chandanyingyong et al. 1994
Asien	Thailand				16,467	99,517				97	97	97	97	97	Maneejaraj et al. 1997
Asien	Thailand				13,750	100,483				96	96	96	96	96	Chandanyingyong et al. 1994
Asien	Thailand				14,000	98,000	142	142	142			142	142	142	González-Galarza et al. 2015
Asien	Tibet				29,650	91,117	158	158	158						Chen et al. 2006
Asien	Vietnam				20,800	105,333									González-Galarza et al. 2015
Asien	Vietnam				21,033	105,850							83	83	González-Galarza et al. 2015
Australien	Australien				-10,683	142,533	103	103	103			103	103	103	Vu-Trieu et al. 1997
Australien	Australien				-13,967	136,583	75	75	75			103	103	103	González-Galarza et al. 2015
Australien	Australien				-15,767	128,733	41	41	41			41	41	41	González-Galarza et al. 2015
Australien	Australien				-22,250	131,783	191	191	191						González-Galarza et al. 2015
Europa	Österreich				48,217	16,350	200	200	200			200	200	200	González-Galarza et al. 2015
Europa	Weißrußland				55,000	30,000								70	Boldyreva et al. 2006
Europa	Weißrußland				52,000	24,000								105	Boldyreva et al. 2006
Europa	Weißrußland				52,000	31,000								100	Boldyreva et al. 2006
Europa	Belgien				50,833	4,350	99	99	99			99	99	99	González-Galarza et al. 2015
Europa	Bulgarien				42,000	23,000	55	55	55					55	Ivanova et al. 2002
Europa	Bulgarien				42,733	23,333	13	13	13						González-Galarza et al. 2015
Europa	Kroatien				45,000	15,000	150	150	150						González-Galarza et al. 2015
Europa	Kroatien				45,000	15,000	100	100	100				100	100	González-Galarza et al. 2015
Europa	Tschechien				50,000	14,000	106	106	106			106	106	106	González-Galarza et al. 2015
Europa	Dänemark				55,717	12,567						55	55	55	González-Galarza et al. 2015

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgr.	Lat.	Lon.	n(A)	n(B)	n(C)	n(DPA <sub>1</sub> )	n(DPB <sub>1</sub> )	n(DQA <sub>1</sub> )	n(QB <sub>1</sub> )	n(DRB <sub>1</sub> )	Referenz
Europa	England				52,133	-0,450								354	Ahmad et al. 2003
Europa	England				52,617	-1,283								537	Thomson et al. 2002
Europa	England				54,000	-2,000									Sage et al. 1991
Europa	Finnland				59,550	18,083	91	91	91					91	González-Galarza et al. 2015
Europa	Frankreich				46,000	5,000	130	130	130					130	González-Galarza et al. 2015
Europa	Frankreich				48,000	-2,000			100					100	González-Galarza et al. 2015
Europa	Frankreich				43,600	1,433						350		350	Fort et al. 1998
Europa	Frankreich				47,983	-4,083						150		150	González-Galarza et al. 2015
Europa	Frankreich				46,000	2,000					95	95			Vambergue et al. 1997
Europa	Georgien				42,900	43,000	80	80			80	80		80	Sánchez-Velasco & Cobán 2001
Europa	Deutschland				51,450	7,000	174	174	174		174	174		174	González-Galarza et al. 2015
Europa	Großbritannien				54,667	-6,750	1000	1000	1000					1000	Williams et al. 1999
Europa	Griechenland				40,000	22,000	500	500						500	González-Galarza et al. 2015
Europa	Griechenland				37,967	23,717						98		98	Reveille et al. 1995
Europa	Irland				53,333	-6,250	250	250	250		250			250	González-Galarza et al. 2015
Europa	Italien				45,700	9,667	101	101	101		101	101		101	González-Galarza et al. 2015
Europa	Italien				39,233	9,050								86	González-Galarza et al. 2015
Europa	Italien				41,900	12,500								380	González-Galarza et al. 2015
Europa	Italien				45,183	9,150	81	81	81			380		81	González-Galarza et al. 2015
Europa	Italien				40,833	14,250	1089	1089	1089					1089	González-Galarza et al. 2015
Europa	Mazedonien				42,000	21,000								80	Hristova-Dimceva et al. 2000
Europa	Mazedonien				42,000	21,433						103		103	González-Galarza et al. 2015
Europa	Niederlande				52,000	7,000								447	González-Galarza et al. 2015
Europa	Norwegen				59,933	10,750				181	181	181		181	Rønningen et al. 1990
Europa	Norwegen				70,000	25,000	200	200	200					200	Harbo et al. 2010
Europa	Polen				51,100	17,033			123					99	Luszczyk et al. 2003
Europa	Polen				51,000	15,000			80			99		99	González-Galarza et al. 2015
Europa	Polen				54,367	18,633									Dobosz et al. 2005
Europa	Portugal				41,000	-8,000	46	46						46	Spinola et al. 2002
Europa	Portugal				39,000	-8,000	50	50						50	Spinola et al. 2002
Europa	Portugal				37,000	-8,000	49	49						49	Spinola et al. 2002
Europa	Rumänien				46,000	25,000	348	348							González-Galarza et al. 2015
Europa	Rußland				58,000	28,000					200	200		200	Kapustin et al. 1999
Europa	Rußland				65,000	41,000								81	Boldyreva et al. 2005
Europa	Rußland				59,000	40,000								121	Boldyreva et al. 2005
Europa	Rußland				58,000	41,000								126	Boldyreva et al. 2005

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgr.	Lat.	Lon.	n(A)	n(B)	n(C)	n(DPA1)	n(DPB1)	n(DQA1)	n(DQB1)	n(DRB1)	Referenz
Europa	Rußland				56,000	33,000								156	Boldyreva et al. 2005
Europa	Schottland				58,983	-3,183	99	99	99			99		99	González-Galarza et al. 2015
Europa	Slowakei				48,033	17,017					146		146	146	Cechová et al. 1998
Europa	Slowenien				46,250	15,017				100	100	100	100	100	González-Galarza et al. 2015
Europa	Slowenien				46,050	14,500						140	140	140	Petrone et al. 2002
Europa	Spanien				37,983	-1,117	173	173	173			173	173	173	Muro et al. 2001
Europa	spanien				43,133	-1,517					116				Pérez-Miranda et al. 2003
Europa	Spanien				43,000	-3,000	83	83		116		83	83	83	Sanchez-Velasco et al. 2003
Europa	spanien				43,000	-4,000	95	95			95	95	95	95	Sanchez-Velasco et al. 2003
Europa	Spanien				43,000	-3,000	88	88			88	88	88	88	Sanchez-Velasco et al. 2003
Europa	Spanien				43,000	-3,000	83	83				83	83	83	González-Galarza et al. 2015
Europa	Schweden				59,850	17,633	300	300							Zehbe et al. 2003
Europa	Schweden				59,350	18,067					99	99	99		González-Galarza et al. 2015
Europa	Schweden				59,350	18,067	1347							1347	Jonasdottir et al. 2007
Europa	Schweden				59,233	17,983				200	200				Aldener-Cannavá & Olerup 2001
Europa	Ukraine				50,000	27,000								138	Boldyreva et al. 2006
Europa	Ukraine				50,000	24,000								102	Boldyreva et al. 2006
Europa	Wales				51,483	-3,183	1798	1798						1798	Darke et al. 1998

## A.3 MITOCHONDRIALE HAPLOGRUPPEN

Die Tabelle gibt einen Überblick über die im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendeten Stichproben für pazifische sowie global verteilte Populationen wieder. Die Daten wurden dabei aus den unter „Referenz“ aufgelisteten Publikationen gewonnen, wobei für jede der aufgeführten Stichproben der Stichprobenumfang, siehe  $n(\text{mtDNA})$ , sowie die ermittelte geographische Referenzierung angegeben wurde. Zusätzlich gibt die auf den folgenden Seiten wiedergegebene Tabelle Auskunft über die Zugehörigkeit der Stichproben zu einem der ermittelten Cluster („Gruppe“ und „Untergruppe“) und über die Sprachgruppen-Zugehörigkeit der beprobten pazifischen Kohorten („Sprachgruppe“). Die Abkürzungen „AN“ bzw. „NAN“ stehen dabei für austronesische bzw. nicht-austronesische Sprachgruppen.

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(mtDNA)	Referenz
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-7,000	156,964	32	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-9,000	160,167	40	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-9,617	160,183	58	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-8,031	159,176	50	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-7,967	157,067	16	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-10,551	161,828	41	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-9,018	160,954	73	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-8,062	156,568	48	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-11,000	166,250	47	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-6,917	155,883	12	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-8,292	156,530	23	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	NAN	-9,067	159,183	26	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	NAN	-9,131	159,812	40	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	NAN	-7,730	156,625	48	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-11,296	159,791	34	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-5,317	159,367	33	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-11,657	160,285	44	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-12,296	168,832	38	Delfin et al. 2011a
Pazifik	China	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	AN	22,551	109,650	36	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan		23,605	120,884	21	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Indonesien	ISEA	O.-Indonesien		-9,615	123,848	31	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-1,445	102,536	55	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-7,184	109,653	41	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-0,347	114,077	28	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-2,976	129,778	34	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-4,243	139,834	107	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,256	138,911	121	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	NAN	-3,066	141,618	49	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,291	142,841	32	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-7,571	144,970	40	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-8,531	146,565	31	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-8,465	151,094	40	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-2,002	146,950	145	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-1,404	149,596	12	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	NAN	-5,534	148,940	16	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	NAN	-5,588	151,083	33	Delfin et al. 2011a

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(mtDNA)	Referenz
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,593	149,696	14	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,133	151,718	51	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,879	151,114	43	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-4,980	151,362	12	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,333	151,367	17	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,597	150,860	43	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,597	150,860	15	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	NAN	-4,447	151,733	56	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	NAN	-4,776	152,199	58	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,113	151,865	24	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-4,307	152,087	52	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-2,521	150,243	12	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	NAN	-3,062	151,555	61	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-3,590	152,243	22	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-2,919	151,324	21	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-2,901	151,400	12	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-2,714	150,832	23	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	AN	-5,365	154,673	12	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	AN	-5,591	154,706	19	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-6,166	155,235	52	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-6,051	155,177	19	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-6,275	155,514	15	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-6,332	155,558	30	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-6,654	155,454	18	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	AN	-6,174	155,476	43	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Fidschi	Melanesien	Fidschi	AN	-18,000	179,000	45	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Tuvalu	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-7,475	178,006	59	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Frankreich	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-14,283	-178,150	45	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Samoa	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-13,833	-171,750	67	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Tonga	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-20,588	-174,810	39	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Niue	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-19,063	-169,870	19	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Cook-Inseln	Polynesien	Cook-Inseln	AN	-15,000	-161,000	71	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-1,372	131,837	33	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-7,084	139,439	27	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	AN	-6,733	147,000	67	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	NAN	-3,583	143,333	14	Friedlaender et al. 2007



Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(mtDNA)	Referenz
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-9,800	147,600	18	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,733	145,230	18	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-7,750	147,600	20	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,900	144,000	18	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,467	148,950	20	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	NAN	-5,450	148,984	19	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,933	150,700	17	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,800	151,092	63	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,750	150,800	64	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,483	150,800	17	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,100	151,400	23	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,000	151,250	23	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	NAN	-5,642	151,000	58	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	NAN	-5,383	151,633	57	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	NAN	-4,892	152,033	28	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-4,342	152,100	78	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	NAN	-4,633	152,300	58	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	NAN	-4,500	152,033	59	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-1,583	149,733	16	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-2,500	150,392	18	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-2,600	150,870	27	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-2,983	151,520	24	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-3,050	151,650	23	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-3,100	151,700	31	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-3,034	151,600	62	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	AN	-5,583	154,670	25	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	AN	-5,850	155,180	20	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	AN	-5,250	154,600	15	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-5,900	155,083	54	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-6,000	155,200	19	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-6,183	155,300	19	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-6,483	155,833	33	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-6,433	155,333	16	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-6,667	155,500	19	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	AN	-6,167	155,400	46	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-8,505	160,783	134	Friedlaender et al. 2007

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(mtDNA)	Referenz
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-8,481	160,860	57	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-8,959	160,931	54	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-10,800	166,000	69	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Vanuatu	Melanesien	Vanuatu	AN	-16,000	167,000	23	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Neukaledonien	Melanesien	Neukaledonien	AN	-22,000	166,400	25	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Fidschi	Melanesien	Fidschi	AN	-18,000	177,500	15	Friedlaender et al. 2007
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	9,580	125,633	39	Gunnarsdóttir et al. 2011
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	8,604	125,846	43	Gunnarsdóttir et al. 2011
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	9,756	125,496	27	Gunnarsdóttir et al. 2011
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-3,896	103,328	36	Gunnarsdóttir et al. 2010
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-1,383	101,397	36	Gunnarsdóttir et al. 2010
Pazifik	Cook-Inseln	Polynesien	Cook-Inseln	AN	-15,000	161,000	71	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Niue	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-19,063	-169,870	19	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Samoa	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-13,833	-171,750	67	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Tonga	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-15,000	-161,000	39	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Frankreich	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-14,283	-178,150	45	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Tuvalu	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-7,475	178,006	60	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Fidschi	Melanesien	Fidschi	AN	-18,000	179,000	44	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-4,307	152,087	34	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-8,465	151,094	40	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	SO-PNG	AN	-8,531	146,505	31	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	SO-PNG	NAN	-9,246	147,117	49	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,898	144,333	32	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z-Neuguinea	SO-PNG	NAN	-7,571	144,970	40	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Indonesien	W-Neuguinea	W-Papua	NAN	-4,243	139,834	106	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Indonesien	W-Neuguinea	W-Papua	NAN	-6,256	138,911	120	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Indonesien	O-Indonesien	Indonesien	AN	-2,976	129,778	34	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Indonesien	O-Indonesien	Indonesien	AN	-9,615	123,848	31	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-2,528	112,558	28	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-7,184	109,653	41	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-1,445	102,536	55	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	22,681	120,913	50	Ko et al. 2014
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	24,686	121,513	50	Ko et al. 2014
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	23,541	120,891	50	Ko et al. 2014
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	22,809	120,708	50	Ko et al. 2014
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	22,965	121,119	39	Ko et al. 2014

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(mtDNA)	Referenz
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	22,971	120,786	50	Ko et al. 2014
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	24,787	121,315	24	Ko et al. 2014
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	23,751	120,904	48	Ko et al. 2014
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	22,598	120,597	50	Ko et al. 2014
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	22,053	121,543	44	Ko et al. 2014
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	22,777	120,460	45	Ko et al. 2014
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	22,682	120,306	50	Ko et al. 2014
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	22,050	121,533	79	Loo et al. 2011
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	20,786	121,835	50	Loo et al. 2011
Pazifik	Indonesien	O.-Indonesien	Indonesien	AN	-8,250	123,150	77	Mona et al. 2009
Pazifik	Indonesien	O.-Indonesien	Indonesien	NAN	-8,250	124,750	24	Mona et al. 2009
Pazifik	Timor-Leste	O.-Indonesien	Indonesien	AN	-8,967	125,750	33	Mona et al. 2009
Pazifik	Timor-Leste	O.-Indonesien	Indonesien	AN	-8,624	121,134	75	Mona et al. 2009
Pazifik	Indonesien	O.-Indonesien	Indonesien	AN	-8,433	123,467	34	Mona et al. 2009
Pazifik	Indonesien	O.-Indonesien	Indonesien	NAN	-8,417	124,117	28	Mona et al. 2009
Pazifik	Indonesien	O.-Indonesien	Indonesien	AN	-8,620	122,220	41	Mona et al. 2009
Pazifik	China	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)	AN	19,107	109,568	159	Peng et al. 2010
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)		4,103	102,347	280	Peng et al. 2010
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Asien (Kontinent)		4,103	102,347	388	Peng et al. 2010
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-2,133	120,283	237	Peng et al. 2010
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-8,369	115,138	82	Peng et al. 2010
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-8,565	116,351	44	Peng et al. 2010
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-9,667	120,000	50	Peng et al. 2010
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	10,122	118,855	31	Scholes et al. 2011
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	10,122	118,855	20	Scholes et al. 2011
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	16,000	121,000	177	Tabbada et al. 2009
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	11,000	123,500	112	Tabbada et al. 2009
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-2,183	99,650	126	Tumonggor et al. 2013
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-9,340	149,177	23	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-9,514	149,297	25	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-9,500	150,667	45	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-10,062	151,038	22	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	AN	-10,433	150,435	31	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-8,465	151,094	47	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-8,971	151,983	16	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-9,100	152,833	19	van Oven et al. 2014b

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(mtDNA)	Referenz
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-10,667	152,750	18	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-11,079	152,567	14	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-11,171	152,914	17	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-11,500	153,433	39	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-11,350	154,150	110	van Oven et al. 2014b
Pazifik	USA	W.-Mikronesien	Marianen	AN	13,743	144,970	91	Vilar et al. 2013
Pazifik	USA	W.-Mikronesien	Marianen	AN	15,185	145,741	14	Vilar et al. 2013
Pazifik	USA	W.-Mikronesien	Marianen	AN	15,185	145,741	17	Vilar et al. 2013
Pazifik	Föd. St. Mikronesien	W.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	9,965	139,666	131	Vilar et al. 2013
Pazifik	Föd. St. Mikronesien	W.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	9,513	138,093	71	Vilar et al. 2013
Pazifik	Palau	W.-Mikronesien	Palau	AN	7,467	134,550	131	Vilar et al. 2013
Afrika	Kamerun				8,500	14,000	20	Coia et al. 2005
Afrika	Kamerun				8,500	14,000	41	Coia et al. 2005
Afrika	Kamerun				8,500	14,000	34	Coia et al. 2005
Afrika	Kamerun				8,500	14,000	37	Coia et al. 2005
Afrika	Kamerun				8,500	14,000	39	Coia et al. 2005
Afrika	Kamerun				8,500	14,000	20	Coia et al. 2005
Afrika	Kamerun				8,500	14,000	25	Coia et al. 2005
Afrika	Kamerun				8,500	14,000	28	Coia et al. 2005
Afrika	Kamerun				2,500	11,750	50	Coia et al. 2005
Afrika	Kamerun				2,500	11,750	48	Coia et al. 2005
Afrika	Kamerun				2,500	11,750	46	Coia et al. 2005
Afrika	Kamerun				2,500	11,750	53	Coia et al. 2005
Afrika	Kamerun				2,500	11,750	48	Destro-Bisol et al. 2004a
Afrika	Kamerun				2,500	11,750	53	Destro-Bisol et al. 2004a
Europa	Norwegen				62,767	9,450	74	Passarino et al. 2002
Europa	Rußland				54,200	37,617	73	Malyarchuk et al. 2004
Europa	Rußland				54,533	36,267	71	Malyarchuk et al. 2004
Europa	Rußland				56,133	40,417	72	Malyarchuk et al. 2004
Europa	Rußland				57,633	39,883	41	Malyarchuk et al. 2004
Europa	Rußland				57,817	28,333	68	Malyarchuk et al. 2004
Asien	Rußland				51,031	87,253	110	Derenko et al. 2003
Asien	Rußland				53,752	89,943	53	Derenko et al. 2003
Asien	Rußland				52,097	110,029	91	Derenko et al. 2003
Asien	Rußland				53,453	102,910	30	Derenko et al. 2003
Asien	Rußland				52,420	97,065	48	Derenko et al. 2003

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(mtDNA)	Referenz
Asien	Rußland				51,554	94,472	90	Derenko et al. 2003
Asien	Rußland				54,205	96,889	58	Derenko et al. 2003
Europa	Portugal				41,079	-7,779	100	Pereira et al. 2000
Europa	Portugal				39,842	-8,087	82	Pereira et al. 2000
Europa	Portugal				38,109	-8,142	59	Pereira et al. 2000
Asien	China				43,166	113,424	155	Cheng et al. 2008
Asien	China				24,100	102,693	46	Cheng et al. 2008
Asien	Mongolei				47,339	104,282	103	Cheng et al. 2008
Asien	China				48,617	118,210	48	Cheng et al. 2008
Asien	China				45,422	87,031	50	Cheng et al. 2008
Europa	Portugal				37,787	-25,406	50	Santos et al. 2003
Europa	Portugal				38,621	-27,946	60	Santos et al. 2003
Europa	Portugal				39,502	-31,175	36	Santos et al. 2003
Asien	China				28,308	109,734	103	Wen et al. 2005
Asien	China				23,370	104,250	39	Wen et al. 2005
Asien	China				23,745	107,992	19	Wen et al. 2005
Asien	China				24,578	112,264	35	Wen et al. 2005
Asien	China				21,475	101,569	10	Wen et al. 2005
Asien	China				25,024	111,750	24	Wen et al. 2005
Asien	China				21,767	108,352	19	Wen et al. 2005
Asien	China				22,150	107,983	32	Wen et al. 2005
Asien	China				24,300	106,217	31	Wen et al. 2005
Asien	China				24,402	111,568	41	Wen et al. 2005
Asien	China				21,767	108,352	11	Wen et al. 2005
Asien	China				21,475	101,569	27	Wen et al. 2005
Asien	China				23,126	104,703	40	Wen et al. 2005
Asien	China				24,300	106,217	26	Wen et al. 2005
Asien	China				24,833	111,267	42	Wen et al. 2005
Asien	China				24,833	111,267	30	Wen et al. 2005
Europa	Georgien				41,717	44,792	45	Comas et al. 2000
Europa	Deutschland				54,000	13,261	287	Poetsch et al. 2003
Europa	Finnland				63,400	25,850	50	González et al. 2003
Europa	Norwegen				62,767	9,450	323	González et al. 2003
Europa	Schottland				56,260	-4,210	874	González et al. 2003
Europa	England				52,483	-1,567	262	González et al. 2003
Europa	Deutschland				52,341	9,527	140	González et al. 2003

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(mtDNA)	Referenz
Europa	Deutschland				49,237	10,024	266	González et al. 2003
Europa	Frankreich				46,317	2,533	213	González et al. 2003
Europa	Spanien				42,750	-7,883	135	González et al. 2003
Afrika	Marokko				32,920	-6,944	99	Rando et al. 1998
Afrika	Marokko				34,401	-5,692	100	Rando et al. 1998
Afrika	West-Sahara				24,087	-14,039	100	Rando et al. 1998
Afrika	Mauretanien				20,221	-10,435	101	Rando et al. 1998
Afrika	Senegal				16,046	-15,709	100	Rando et al. 1998
Afrika	Senegal				14,036	-16,091	99	Rando et al. 1998
Afrika	Senegal				14,014	-13,124	100	Rando et al. 1998
Afrika	Kenia				-1,283	36,817	84	Brandsstätter et al. 2004
Afrika	Tunesien				32,888	10,273	53	Fahlaoui-Zid et al. 2004
Afrika	Tunesien				34,540	9,253	53	Fahlaoui-Zid et al. 2004
Afrika	Tunesien				33,546	9,967	49	Fahlaoui-Zid et al. 2004
Europa	Spanien				39,617	2,976	45	Picornell et al. 2005
Europa	Spanien				39,971	4,082	46	Picornell et al. 2005
Europa	Spanien				38,949	1,393	50	Picornell et al. 2005
Europa	Spanien				39,477	-0,374	42	Picornell et al. 2005
Europa	Bosnien-Herzegowina				44,100	17,967	144	Malyarchuk et al. 2003
Europa	Slowenien				46,150	15,050	104	Malyarchuk et al. 2003
Europa	Polen				53,855	18,297	436	Malyarchuk et al. 2003
Europa	Rußland				47,774	41,740	201	Malyarchuk et al. 2003
Europa	Tschechien				49,750	12,920	179	Malyarchuk et al. 2003
Australien	Australien				-20,000	133,000	77	Nagle et al. 2016
Australien	Australien				-37,000	144,000	18	Nagle et al. 2016
Australien	Australien				-32,000	147,000	90	Nagle et al. 2016
Australien	Australien				-23,000	147,000	391	Nagle et al. 2016
Asien	Rußland				61,781	166,079	155	Schurr et al. 1999
Asien	Rußland				56,502	158,621	47	Schurr et al. 1999
Asien	Rußland				66,199	-170,344	79	Schurr et al. 1999
Asien	Rußland				67,687	176,404	66	Schurr et al. 1999
Afrika	Tschad				10,282	15,376	49	Černý et al. 2006
Afrika	Kamerun				8,133	12,789	40	Černý et al. 2006
Afrika	Burkina Faso				13,412	-0,132	47	Forster et al. 1996
Afrika	Burkina Faso				10,644	-4,756	50	Forster et al. 1996
Amerika	Kanada				52,371	-125,756	40	Forster et al. 1996

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(mtDNA)	Referenz
Amerika	Kanada				49,447	-125,814	63	Forster et al. 1996
Amerika	USA				46,594	-120,543	42	Forster et al. 1996
Amerika	Costa Rica				9,950	-84,000	27	Forster et al. 1996
Amerika	Panama				8,729	-81,693	46	Forster et al. 1996
Amerika	Panama				9,031	-78,514	63	Forster et al. 1996
Amerika	Kolumbien				3,817	-73,917	20	Forster et al. 1996
Amerika	Chile				-31,467	-70,900	45	Forster et al. 1996
Amerika	Argentinien				-49,733	-70,979	38	Forster et al. 1996
Afrika	São Tomé und Príncipe				0,317	6,600	30	Trovoada et al. 2004
Afrika	São Tomé und Príncipe				0,317	6,600	38	Trovoada et al. 2004
Europa	Rußland				42,555	46,682	50	Bermisheva et al. 2004
Europa	Rußland				44,629	43,960	206	Bermisheva et al. 2004
Asien	Kasachstan				43,019	79,220	82	Bermisheva et al. 2004
Asien	Kirgistan				41,318	72,617	92	Bermisheva et al. 2004
Asien	China				39,473	76,244	99	Bermisheva et al. 2004
Asien	Rußland				56,443	56,113	221	Bermisheva et al. 2004
Asien	Türkei				39,167	35,667	218	Bermisheva et al. 2004
Asien	Aserbaidschan				40,100	47,317	48	Bermisheva et al. 2004
Afrika	Mosambik				-17,600	35,183	109	Pereira et al. 2001
Amerika	Kanada				45,767	-82,200	33	Malhi et al. 2001
Amerika	Kanada				53,332	-87,315	26	Malhi et al. 2001
Amerika	Kanada				49,227	-99,789	28	Malhi et al. 2001
Amerika	USA				44,733	-89,750	62	Malhi et al. 2001
Amerika	USA				44,778	-105,425	35	Malhi et al. 2001
Amerika	USA				40,345	-90,087	108	Malhi et al. 2001
Amerika	USA				46,206	-96,909	45	Malhi et al. 2001
Amerika	USA				35,517	-97,600	19	Malhi et al. 2001
Amerika	USA				35,763	-94,645	37	Malhi et al. 2001
Amerika	USA				42,253	-74,609	123	Malhi et al. 2001

## A.4 Y-CHROMOSOMALE HAPLOGRUPPEN

Die Tabelle gibt einen Überblick über die im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendeten Stichproben für pazifische sowie global verteilte Populationen wieder. Die Daten wurden dabei aus den unter „Referenz“ aufgelisteten Publikationen gewonnen, wobei für jede der aufgeführten Stichproben der Stichprobenumfang, siehe  $n(Y-DNA)$ , sowie die ermittelte geographische Referenzierung angegeben wurde. Zusätzlich gibt die auf den folgenden Seiten wiedergegebene Tabelle Auskunft über die Zugehörigkeit der Stichproben zu einem der ermittelten Cluster („Gruppe“ und „Untergruppe“) und über die Sprachgruppen-Zugehörigkeit der beprobten pazifischen Kohorten („Sprachgruppe“). Die Abkürzungen „AN“ bzw. „NAN“ stehen dabei für austronesische bzw. nicht-austronesische Sprachgruppen.



Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(Y-DNA)	Referenz
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	19,343	121,448	35	Delfin et al. 2011b
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	16,461	121,480	17	Delfin et al. 2011b
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	17,080	120,796	12	Delfin et al. 2011b
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	15,570	120,069	19	Delfin et al. 2011b
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	14,702	120,446	15	Delfin et al. 2011b
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	13,441	123,432	39	Delfin et al. 2011b
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	12,640	121,418	15	Delfin et al. 2011b
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	13,654	121,121	16	Delfin et al. 2011b
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	13,444	120,542	14	Delfin et al. 2011b
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	12,577	120,974	13	Delfin et al. 2011b
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	11,212	122,361	36	Delfin et al. 2011b
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	9,541	125,483	32	Delfin et al. 2011b
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	8,857	126,239	55	Delfin et al. 2011b
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	8,102	126,086	56	Delfin et al. 2011b
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-7,000	156,964	36	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-9,000	160,167	47	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-9,617	160,183	53	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-8,031	159,176	53	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-7,967	157,067	17	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-10,551	161,828	39	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-9,018	160,954	98	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-8,062	156,568	44	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-11,000	166,250	36	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-6,917	155,883	13	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-8,292	156,530	20	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	NAN	-9,067	159,183	32	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	NAN	-9,131	159,812	30	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	NAN	-7,730	156,625	44	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-11,296	159,791	28	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-5,317	159,367	32	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-11,657	160,285	38	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Salomonen	Melanesien	Salomonen	AN	-12,296	168,832	52	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan		23,605	120,884	19	Delfin et al. 2011a
Pazifik	China	Asien (Kontinent)			22,551	109,650	36	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Indonesien	O.-Indonesien	Indonesien		-9,615	123,848	374	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Indonesien	O.-Indonesien	Indonesien		-2,976	129,778	33	Delfin et al. 2011a

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(V-DNA)	Referenz
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)			4,103	102,347	16	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-1,445	102,536	77	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-7,184	109,653	52	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-0,347	114,077	40	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-4,243	139,834	95	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,256	138,911	90	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	SO-PNG	NAN	-7,571	144,970	42	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	SO-PNG	AN	-8,531	146,565	35	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-8,465	151,094	53	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-2,002	149,950	148	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-1,404	149,596	20	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	NAN	-5,534	148,940	34	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	NAN	-5,588	151,083	44	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,593	149,696	24	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,879	151,114	43	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,940	150,700	11	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-4,980	151,362	14	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,333	151,367	23	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,507	150,860	36	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,507	150,860	15	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	NAN	-4,447	151,733	39	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	NAN	-4,776	152,119	24	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-5,113	151,865	33	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-4,307	152,087	49	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-2,521	150,243	42	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	NAN	-3,062	151,555	32	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-3,500	152,243	25	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-2,919	151,324	17	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	2,901	151,400	14	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Bismarck-Archipel	AN	-2,714	150,832	21	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	AN	-5,591	154,706	26	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	AN	-5,687	154,971	16	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanesien	Salomonen	NAN	-6,166	155,235	18	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Fidschi	Melanesien	Fidschi	AN	-18,000	179,000	101	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Tuvalu	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-7,475	178,006	100	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Frankreich	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-14,283	-178,150	50	Delfin et al. 2011a

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(Y-DNA)	Referenz
Pazifik	Samoa	Polynisien	Samoa & Tonga	AN	-13,833	-171,750	62	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Tonga	Polynisien	Samoa & Tonga	AN	-20,588	-174,810	28	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Cook-Inseln	Polynisien	Cook-Inseln	AN	-15,000	-161,000	66	Delfin et al. 2011a
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-3,896	103,328	37	Gunnarsdóttir et al. 2010
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-1,383	101,397	38	Gunnarsdóttir et al. 2010
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-3,333	114,583	22	Hurles et al. 2005
Pazifik	Cook-Inseln	Polynisien	Cook-Inseln	AN	-15,000	-161,000	20	Hurles et al. 2005
Pazifik	Föd. St. Mikronesien	Polynisien	Föd. St. Mikronesien	AN	1,067	154,767	21	Hurles et al. 2005
Pazifik	Malaysia	Polynisien	Indonesien	AN	5,970	116,071	65	Hurles et al. 2005
Pazifik	Marshall-Inseln	O.-Mikronesien	Föd. St. Mikronesien	AN	7,117	171,367	11	Hurles et al. 2005
Pazifik	Vanuatu	Melanesien	Vanuatu	AN	-17,000	168,000	52	Hurles et al. 2005
Asien	Vietnam				14,033	107,900	70	Karafet et al. 2010
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)			5,117	102,519	32	Karafet et al. 2010
Pazifik	China	Asien (Kontinent)			23,975	113,969	165	Karafet et al. 2010
Pazifik	China	Asien (Kontinent)			24,784	112,820	58	Karafet et al. 2010
Pazifik	China	Asien (Kontinent)			22,317	111,984	51	Karafet et al. 2010
Pazifik	China	Asien (Kontinent)			28,014	113,525	49	Karafet et al. 2010
Pazifik	China	Asien (Kontinent)			23,281	107,750	60	Karafet et al. 2010
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-8,369	115,138	641	Karafet et al. 2010
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-7,184	109,653	61	Karafet et al. 2010
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-1,445	102,536	38	Karafet et al. 2010
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-2,528	112,558	86	Karafet et al. 2010
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	1,083	97,583	60	Karafet et al. 2010
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-2,183	99,650	74	Karafet et al. 2010
Pazifik	Indonesien	O.-Indonesien	Indonesien	AN	-8,624	121,134	394	Karafet et al. 2010
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-2,133	120,283	54	Karafet et al. 2010
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-9,667	120,000	350	Karafet et al. 2010
Pazifik	Indonesien	O.-Indonesien	Indonesien	AN	-8,433	123,467	92	Karafet et al. 2010
Pazifik	Indonesien	O.-Indonesien	Indonesien	AN	-8,250	124,750	28	Karafet et al. 2010
Pazifik	Indonesien	O.-Indonesien	Indonesien	AN	-0,182	127,799	30	Karafet et al. 2010
Pazifik	Vanuatu	Melanesien	Vanuatu	AN	-15,167	168,167	44	Karafet et al. 2010
Pazifik	Frankreich	Polynisien	Gesellschafts-Inseln	AN	-17,677	-149,454	24	Karafet et al. 2010
Pazifik	Tonga	Polynisien	Samoa & Tonga	AN	-20,588	-174,810	12	Karafet et al. 2010
Pazifik	Samoa	Polynisien	Samoa & Tonga	AN	-13,833	-171,750	12	Karafet et al. 2010
Pazifik	Cook-Inseln	Polynisien	Cook-Inseln	AN	-15,000	-161,000	77	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Samoa	Polynisien	Samoa & Tonga	AN	-13,833	-171,750	61	Kayser et al. 2008a

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(Y-DNA)	Referenz
Pazifik	Tonga	Polynisien	Samoa & Tonga	AN	-20,588	-174,810	29	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Frankreich	Polynisien	Samoa & Tonga	AN	-14,283	-178,150	50	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Tuvalu	Polynisien	Samoa & Tonga	AN	-7,475	178,006	100	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Fidschi	Melanisien	Fidschi	AN	-18,000	179,000	105	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Melanisien	Bismarck-Archipel	AN	-4,307	152,087	19	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-8,465	151,094	52	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	SO.-PNG	AN	-8,531	146,565	35	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-9,246	147,117	33	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,898	144,333	31	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-7,571	144,970	46	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-4,243	139,834	94	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-6,356	138,911	89	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Indonesien	O.-Indonesien	Indonesien	AN	-2,976	129,778	33	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Indonesien	O.-Indonesien	Indonesien	AN	-9,615	123,848	31	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-2,528	112,558	40	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-7,184	109,653	53	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Malaysia	Asien (Kontinent)	Indonesien	AN	4,103	102,347	17	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-1,445	102,536	56	Kayser et al. 2008a
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-3,520	138,595	12	Kayser et al. 2003
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-3,642	138,316	12	Kayser et al. 2003
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-4,597	139,778	46	Kayser et al. 2003
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-4,470	140,046	19	Kayser et al. 2003
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-5,280	139,741	13	Kayser et al. 2003
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-5,760	138,355	20	Kayser et al. 2003
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-5,589	139,068	28	Kayser et al. 2003
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-5,975	142,661	14	Kayser et al. 2003
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	Hochland-PNG	NAN	-6,209	145,980	17	Kayser et al. 2003
Pazifik	Papua-Neuguinea	Z.-Neuguinea	N.-PNG	NAN	-3,989	144,320	16	Kayser et al. 2003
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-9,875	147,846	15	Kayser et al. 2003
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	23,972	121,606	28	Li et al. 2008
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	24,440	120,853	21	Li et al. 2008
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	23,976	121,605	37	Li et al. 2008
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	23,917	120,683	22	Li et al. 2008
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	22,758	121,144	22	Li et al. 2008
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	24,734	121,655	22	Li et al. 2008
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	22,676	120,494	11	Li et al. 2008

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(Y-DNA)	Referenz
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	22,758	121,144	11	Li et al. 2008
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	23,480	120,450	18	Li et al. 2008
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	23,976	121,605	17	Li et al. 2008
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	24,734	121,655	11	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	2,000	99,000	13	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-2,250	106,000	13	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	0,533	101,450	13	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-1,000	100,500	15	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-2,986	104,756	11	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	1,083	97,583	12	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-2,217	113,917	15	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-2,500	115,500	15	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-7,500	110,000	15	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-7,267	112,750	12	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-8,369	115,138	14	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-4,333	120,250	15	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-4,333	120,250	15	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-4,333	120,250	14	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	1,250	124,833	13	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-1,000	121,000	15	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-8,565	116,351	15	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-8,783	118,083	18	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	ISEA	Indonesien	AN	-9,667	120,000	14	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	O-Indonesien	Indonesien	AN	-8,250	124,750	13	Li et al. 2008
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	AN	-2,325	136,814	11	Li et al. 2008
Pazifik	Taiwan	ISEA	Taiwan	AN	22,050	121,533	30	Loo et al. 2011
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	20,786	121,835	24	Loo et al. 2011
Pazifik	USA	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-14,209	-169,553	21	Mirabal et al. 2012
Pazifik	USA	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-14,294	-170,725	24	Mirabal et al. 2012
Pazifik	Samoa	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-13,833	-171,750	61	Mirabal et al. 2012
Pazifik	Tonga	Polynesien	Samoa & Tonga	AN	-20,588	-174,810	52	Mirabal et al. 2012
Pazifik	Indonesien	O-Indonesien	Indonesien	AN	-8,250	123,150	96	Mona et al. 2009
Pazifik	Indonesien	O-Indonesien	Indonesien	NAN	-8,250	124,750	22	Mona et al. 2009
Pazifik	Timor-Leste	O-Indonesien	Indonesien	AN	-8,967	125,750	34	Mona et al. 2009
Pazifik	Indonesien	O-Indonesien	Indonesien	AN	-8,624	121,134	71	Mona et al. 2009
Pazifik	Indonesien	O-Indonesien	Indonesien	AN	-8,433	123,467	31	Mona et al. 2009

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(Y-DNA)	Referenz
Pazifik	Indonesien	O.-Indonesien	Indonesien	NAN	-8,417	124,117	28	Mona et al. 2009
Pazifik	Indonesien	O.-Indonesien	Indonesien	AN	-8,620	122,220	43	Mona et al. 2009
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-3,015	132,615	24	Mona et al. 2007
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-3,827	135,935	19	Mona et al. 2007
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-1,221	133,862	12	Mona et al. 2007
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-0,575	132,445	22	Mona et al. 2007
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	AN	-1,234	132,667	24	Mona et al. 2007
Pazifik	Indonesien	W.-Neuguinea	W.-Papua	NAN	-1,489	133,680	11	Mona et al. 2007
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	10,122	118,855	22	Scholes et al. 2011
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	10,122	118,855	13	Scholes et al. 2011
Pazifik	China	Asien (Kontinent)			26,273	118,169	55	Trejtait et al. 2014
Pazifik	Philippinen	ISEA	Philippinen	AN	11,000	123,500	31	Trejtait et al. 2014
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-9,340	149,177	21	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	SO.-PNG	NAN	-9,514	149,297	32	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-9,500	150,667	35	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-10,062	151,038	27	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-10,433	150,435	24	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-8,465	151,094	60	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-9,100	152,833	13	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-10,667	152,750	14	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-11,079	152,567	19	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-11,171	152,914	11	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-11,500	153,433	38	van Oven et al. 2014b
Pazifik	Papua-Neuguinea	SO.-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-11,350	154,150	80	van Oven et al. 2014b
Afrika	Tansania	SO.-Neuguinea	D'Entrecasteaux-Inseln	AN	-6,700	33,933	43	Hurles et al. 2005
Afrika	Kenia				0,400	37,850	29	Hurles et al. 2005
Afrika	Madagaskar				-18,750	46,833	35	Hurles et al. 2005
Asien	Rußland				50,917	86,917	25	Dulik et al. 2012
Asien	Rußland				50,917	86,917	17	Dulik et al. 2012
Asien	Rußland				52,025	87,122	27	Dulik et al. 2012
Asien	Rußland				50,917	86,917	120	Dulik et al. 2012
Asien	China				22,000	100,800	52	Wen et al. 2004
Asien	China				29,000	109,850	38	Wen et al. 2004
Asien	China				27,882	102,268	50	Wen et al. 2004
Asien	Saudi-Arabien				23,717	44,117	22	Karafet et al. 2005
Asien	Syrien				35,217	38,583	87	Karafet et al. 2005

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(Y-DNA)	Referenz
Amerika	Ecuador				-1,370	-76,830	42	Roewer et al. 2013
Amerika	Ecuador				-1,370	-76,830	40	Roewer et al. 2013
Amerika	Kolumbien				2,600	-76,370	15	Roewer et al. 2013
Amerika	Kolumbien				7,080	-74,700	24	Roewer et al. 2013
Amerika	Peru				-13,520	-71,980	10	Roewer et al. 2013
Amerika	Peru				-16,380	-71,530	16	Roewer et al. 2013
Amerika	Peru				-12,080	-75,200	13	Roewer et al. 2013
Amerika	Peru				-8,480	-74,820	21	Roewer et al. 2013
Amerika	Venezuela				12,070	-71,330	19	Roewer et al. 2013
Amerika	Venezuela				9,390	-72,660	16	Roewer et al. 2013
Amerika	Argentinien				-41,150	-71,300	18	Roewer et al. 2013
Amerika	Argentinien				-25,590	-54,580	21	Roewer et al. 2013
Amerika	Argentinien				-26,550	-59,350	17	Roewer et al. 2013
Amerika	Argentinien				-24,700	-60,600	12	Roewer et al. 2013
Amerika	Argentinien				-22,770	-63,930	14	Roewer et al. 2013
Amerika	Argentinien				-25,130	-58,240	33	Roewer et al. 2013
Amerika	Argentinien				-25,210	-58,860	53	Roewer et al. 2013
Amerika	Argentinien				-25,600	-54,580	48	Roewer et al. 2013
Amerika	Argentinien				-23,900	-61,850	23	Roewer et al. 2013
Amerika	Argentinien				-46,080	-70,975	10	Roewer et al. 2013
Amerika	Argentinien				-39,710	-68,590	11	Roewer et al. 2013
Amerika	Brasilien				1,980	-55,820	35	Roewer et al. 2013
Amerika	Brasilien				-5,920	-51,000	13	Roewer et al. 2013
Amerika	Brasilien				0,170	-55,500	25	Roewer et al. 2013
Amerika	Brasilien				1,950	-52,750	13	Roewer et al. 2013
Amerika	Brasilien				-2,800	-46,170	27	Roewer et al. 2013
Amerika	Brasilien				-3,500	-46,670	46	Roewer et al. 2013
Amerika	Brasilien				-20,770	-54,780	32	Roewer et al. 2013
Amerika	Argentinien				-26,400	-65,733	14	Roewer et al. 2013
Amerika	Argentinien				-25,400	-60,433	40	Roewer et al. 2013
Europa	Rußland				42,649	46,459	18	Marchani et al. 2008
Europa	Ukraine				45,272	36,067	22	Marchani et al. 2008
Europa	Rußland				41,975	47,624	8	Marchani et al. 2008
Europa	Georgien				42,478	42,999	67	Marchani et al. 2008
Asien	Iran				36,359	53,809	52	Marchani et al. 2008
Asien	Usbekistan				41,914	57,024	44	Marchani et al. 2008

Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(Y-DNA)	Referenz
Asien	Kasachstan				42,353	67,519	54	Marchani et al. 2008
Europa	Rußland				41,648	47,569	12	Marchani et al. 2008
Europa	Rußland				43,937	46,910	10	Marchani et al. 2008
Europa	Rußland				44,292	46,338	16	Marchani et al. 2008
Asien	Türkei				40,074	34,483	514	Marchani et al. 2008
Asien	Rußland				49,676	86,239	98	Hammer et al. 2008
Asien	Japan				40,930	141,250	26	Hammer et al. 2008
Asien	Rußland				53,600	134,183	31	Hammer et al. 2008
Asien	Rußland				50,410	131,063	95	Hammer et al. 2008
Asien	Indien				15,252	77,974	405	Hammer et al. 2008
Asien	Japan				32,500	131,000	53	Hammer et al. 2008
Asien	China				44,001	127,412	52	Hammer et al. 2008
Asien	China				52,809	122,622	41	Hammer et al. 2008
Asien	China				26,661	109,461	58	Hammer et al. 2008
Asien	Mongolei				47,234	101,194	149	Hammer et al. 2008
Asien	China				36,013	115,037	44	Hammer et al. 2008
Asien	Japan				26,183	127,550	45	Hammer et al. 2008
Asien	China				22,248	109,587	51	Hammer et al. 2008
Asien	Sri Lanka				35,800	139,887	61	Hammer et al. 2008
Asien	Tibet				24,866	115,652	40	Hammer et al. 2008
Asien	Japan				7,689	80,671	91	Hammer et al. 2008
Asien	China				32,045	88,054	105	Hammer et al. 2008
Asien	China				34,070	134,555	70	Hammer et al. 2008
Asien	China				26,460	113,038	49	Hammer et al. 2008
Asien	China				44,790	84,215	67	Hammer et al. 2008
Asien	China				24,138	106,191	60	Hammer et al. 2008
Asien	China				26,593	100,495	43	Hammer et al. 2008
Asien	China				22,748	112,880	20	Hammer et al. 2008
Asien	China				25,975	106,015	35	Xue et al. 2006
Asien	China				49,506	124,792	37	Xue et al. 2006
Asien	China				48,528	118,862	26	Xue et al. 2006
Asien	China				24,128	104,500	33	Xue et al. 2006
Asien	China				47,764	134,460	45	Xue et al. 2006
Asien	China				36,164	105,750	33	Xue et al. 2006
Asien	China				49,215	118,548	43	Xue et al. 2006
Asien	Süd-Korea				36,261	127,905	43	Xue et al. 2006



Region	Land	Gruppe	Untergruppe	Sprachgruppe	Latitude	Longitude	n(Y-DNA)	Referenz
Asien	China				31,560	103,612	30	Xue et al. 2006
Asien	China				50,968	122,858	31	Xue et al. 2006
Asien	Mongolei				43,937	105,616	63	Xue et al. 2006
Asien	China				42,612	86,157	31	Xue et al. 2006
Asien	China				43,793	82,603	40	Xue et al. 2006
Asien	China				24,367	106,172	35	Xue et al. 2006
Asien	China				23,985	111,451	35	Xue et al. 2006
Australien	Australien				-12,994	134,462	60	Kayser et al. 2003
Afrika	Madagaskar				-18,750	46,833	35	Hurles et al. 2005
Afrika	Kenia				0,400	37,850	29	Hurles et al. 2005
Afrika	Tansania				-6,700	33,933	43	Hurles et al. 2005
Australien	Australien				-18,771	131,588	35	Scheinfeldt et al. 2006
Asien	Vietnam				16,167	107,833	11	Scheinfeldt et al. 2006
Europa	Albanien				41,288	19,882	55	Battaglia et al. 2009
Europa	Rußland				45,685	40,690	38	Battaglia et al. 2009
Europa	Bosnien-Herzegowina				43,600	17,466	90	Battaglia et al. 2009
Europa	Bosnien-Herzegowina				44,397	17,444	81	Battaglia et al. 2009
Europa	Bosnien-Herzegowina				43,876	18,235	84	Battaglia et al. 2009
Europa	Kroatien				44,647	15,533	89	Battaglia et al. 2009
Europa	Tschechien				49,875	15,203	75	Battaglia et al. 2009
Europa	Griechenland				40,021	21,727	92	Battaglia et al. 2009
Europa	Ungarn				47,392	19,270	53	Battaglia et al. 2009
Europa	Griechenland				41,284	22,993	57	Battaglia et al. 2009
Europa	Italien				45,881	11,062	67	Battaglia et al. 2009
Europa	Kroatien				45,544	18,686	29	Battaglia et al. 2009
Europa	Polen				52,394	18,081	99	Battaglia et al. 2009
Europa	Slowenien				46,216	15,049	75	Battaglia et al. 2009
Europa	Ukraine				48,508	31,436	92	Battaglia et al. 2009
Europa	Rußland				54,200	37,617	44	Malyarchuk et al. 2004
Europa	Rußland				54,533	36,267	42	Malyarchuk et al. 2004
Europa	Rußland				56,133	40,417	51	Malyarchuk et al. 2004
Europa	Rußland				57,633	39,883	23	Malyarchuk et al. 2004
Europa	Rußland				57,817	28,333	40	Malyarchuk et al. 2004

## A.5 VERWENDETE LANDMARKS UND GÜTE IHRER SCHÄTZER

Die auf der nachfolgende Seite dargestellte Tabelle gibt Auskunft über die im Rahmen des entwickelten Verfahrens zur automatischen Identifikation von Schädel-Meßpunkten verwendeten Landmarks. Darüber hinaus wurden die p-Werte einseitiger Kolmogorov-Smirnov-Tests (auf Abweichung der geschätzten Landmark-Positionen) sowie ihre Signifikanzen (\* für  $0,050 > p \geq 0,010$ , \*\* für  $0,010 > p \geq 0,001$ , \*\*\* für  $p < 0,001$  sowie ° für eine Tendenz zur Signifikanz mit  $0,100 > p \geq 0,050$ ) dargestellt. Siehe „Automatische Landmark-Identifikation“ (S. 44) für weitere Informationen. Die dabei verwendeten Landmarks wurden entsprechend der Definitionen von Bräuer (1988) determiniert. Lediglich die Landmarks der Orbitazentren (orc.l und orc.r) wurden als die Punkte an der äußeren Umschlagskante der Augenhöhle definiert, welche in entsprechend der Frankfurter Horizontalebene ausgerichteten Individuen exakt zwischen dem höchsten und tiefsten Punkt der Augenhöhlenränder liegen.

Landmark	ICP vs. ARAP	ARAP vs. optimiert
ast.l – Asterion (links)	0,449	NA
ast.r – Asterion (rechts)	0,638	NA
au.l – Auriculare (links)	0,002 **	0,821
au.r – Auriculare (rechts)	< 0,001 ***	0,012 *
b – Bregma	0,287	NA
ba – Basion	0,007 **	0,949
ek.l – Ektokonchion (links)	0,017 *	NA
ek.r – Ektokonchion (rechts)	0,041 *	NA
eu.l – Euryon (links)	0,638	< 0,001 ***
eu.r – Euryon (rechts)	0,638	< 0,001 ***
fmo.l – Frontomalare orbitale (links)	0,449	NA
fmo.r – Frontomalare orbitale (rechts)	0,638	NA
fmt.l – Frontomalare temporale (links)	0,007 **	NA
fmt.r – Frontomalare temporale (rechts)	0,449	NA
ft.l – Frontotemporale (links)	0,017 *	NA
ft.r – Frontotemporale (rechts)	0,165	NA
g – Glabella	0,007 **	0,010 **
i – Inion	0,287	NA
ju.l – Jugale (links)	< 0,001 ***	NA
ju.r – Jugale (rechts)	0,007 **	NA
l – Lambda	0,268	NA
ms.l – Mastoideale (links)	< 0,001 ***	0,500
ms.r – Mastoideale (rechts)	< 0,001 ***	< 0,001 ***
n – Nasion	< 0,001 ***	NA
ns – Nasospinale	0,268	NA
o – Opisthion	0,431	NA
ob – Obelion	0,472	NA
ol – Orale	0,029 *	NA
on – Ophryon	0,449	NA
op – Opisthokranion	0,041 *	0,296
or.l – Orbitale (links)	0,449	0,913
or.r – Orbitale (rechts)	0,165	0,576
orc.l – Orbitazentrum (links)	0,017 *	NA
orc.r – Orbitazentrum (rechts)	0,086 °	NA
po.l – Porion (links)	< 0,001 ***	0,991
po.r – Porion (rechts)	< 0,001 ***	0,034 *
pr – Prosthion	0,034 *	0,242
ra.l – Radiculare (links)	< 0,001 ***	NA
ra.r – Radiculare (rechts)	< 0,001 ***	NA
so – Supraorbitale	0,002 **	NA
ss – Subspinale	0,034 *	NA
st.l – Stephanion (links)	0,086 °	NA
st.r – Stephanion (rechts)	0,165	NA
sta – Staphylion	0,066 *	NA
v – Vertex	0,638	0,029 *
zm.l – Zygomaxillare (links)	0,086 °	NA
zm.r – Zygomaxillare (rechts)	0,449	NA
zo.l – Zygoorbitale (links)	0,449	NA
zo.r – Zygoorbitale (rechts)	0,638	NA
zy.l – Zygon (links)	< 0,001 ***	0,003 **
zy.r – Zygon (rechts)	0,014 *	< 0,001 ***

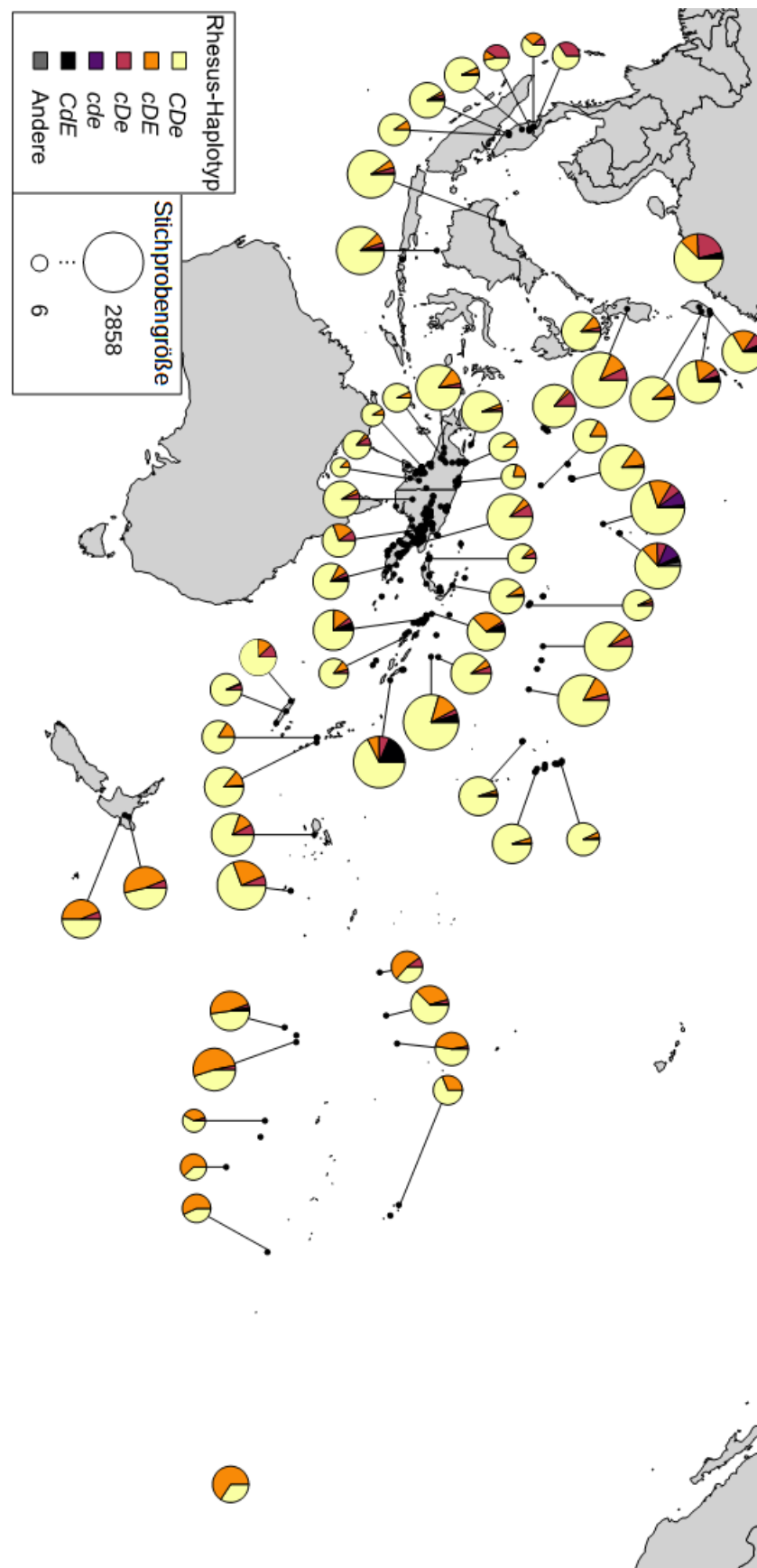


ABBILDUNGEN

---

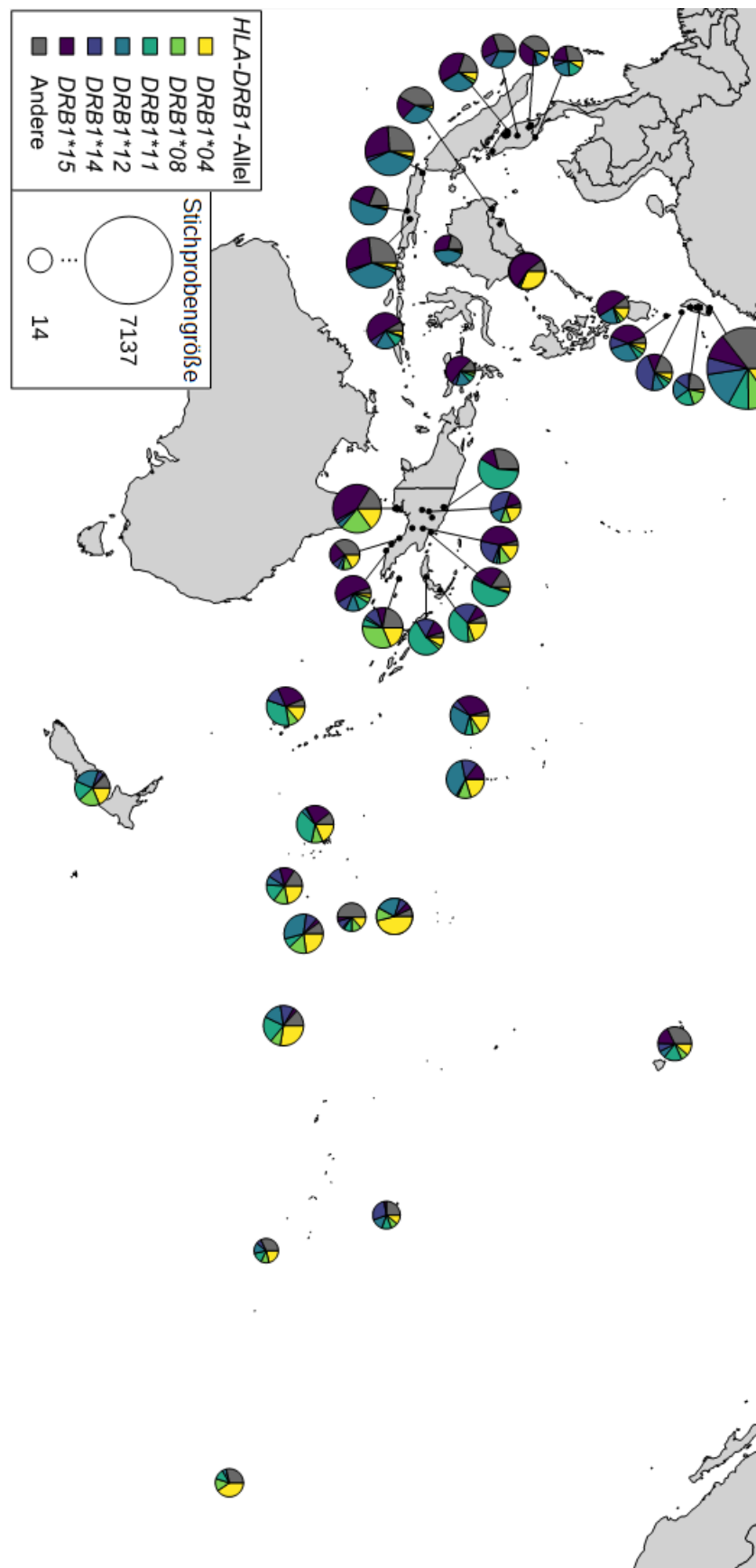
## B.1 GEOGRAPHISCHE VERTEILUNG DER RHESUS-HAPLOTYPEN

Die auf der nachfolgenden Seite dargestellte Abbildung gibt Auskunft über die geographische Verteilung der wichtigsten Rhesus-Haplotypen im pazifischen Untersuchungsgebiet. Die kleinen schwarzen Punkte stellen dabei die Stichproben-Lokalitäten dar. Die Kreisdiagramme, welche die Häufigkeits-Verteilung der wichtigsten Haplotypen innerhalb der ggf. durch einen schwarzen Strich referenzierten Stichproben-Lokalität darstellen, wurden proportional zum natürlichen Logarithmus der Stichprobengröße skaliert.



## B.2 GEOGRAPHISCHE VERTEILUNG WICHTIGER HLA-DRB1-ALLELE

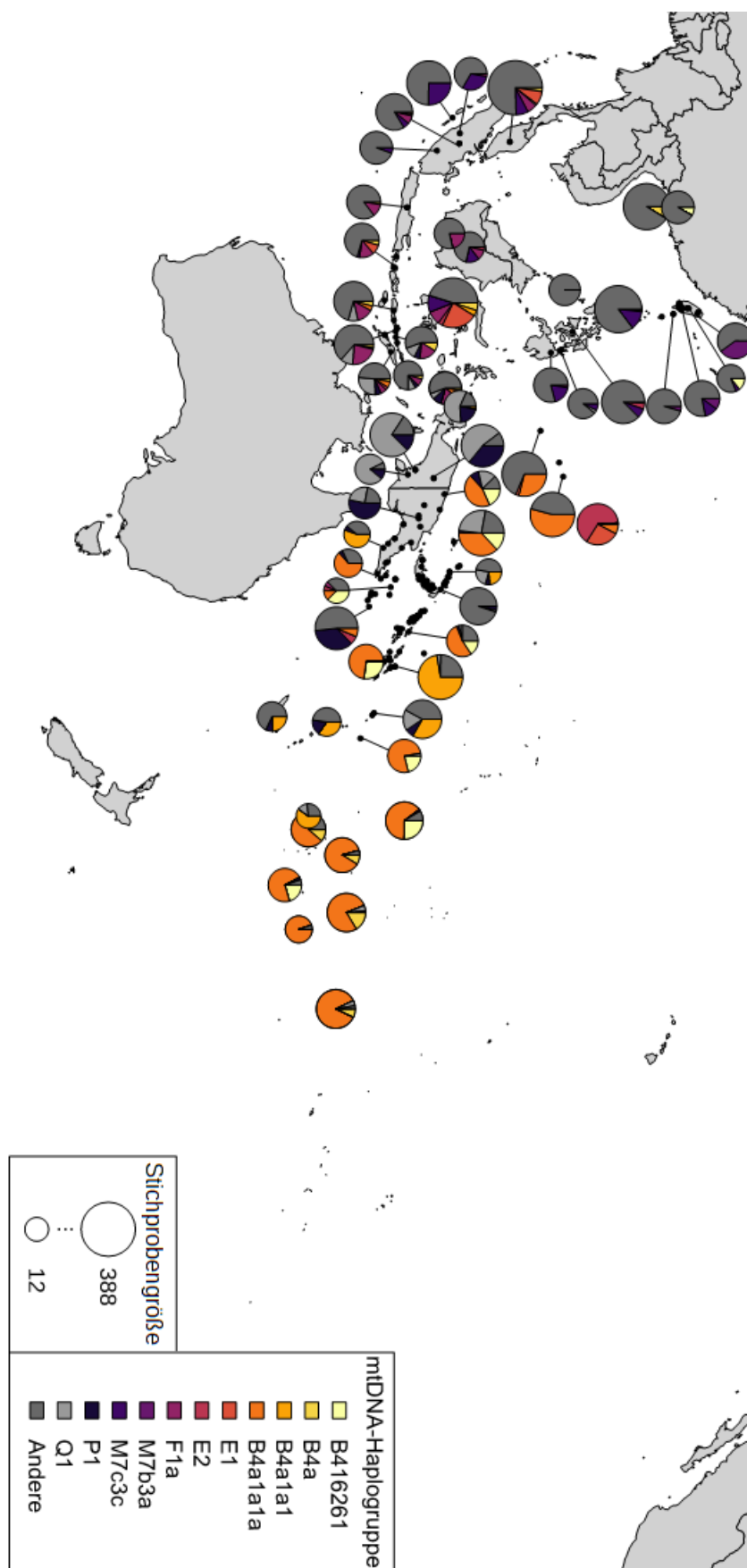
Die auf der nachfolgenden Seite dargestellte Abbildung gibt Auskunft über die geographische Verteilung der wichtigsten *HLA-DRB1*-Allele im pazifischen Untersuchungsgebiet. Die kleinen schwarzen Punkte stellen dabei die Stichproben-Lokalitäten dar. Die Kreisdiagramme, welche die Häufigkeits-Verteilung der wichtigsten Allele innerhalb der ggf. durch einen schwarzen Strich referenzierten Stichproben-Lokalität darstellen, wurden proportional zum natürlichen Logarithmus der Stichprobengröße skaliert.





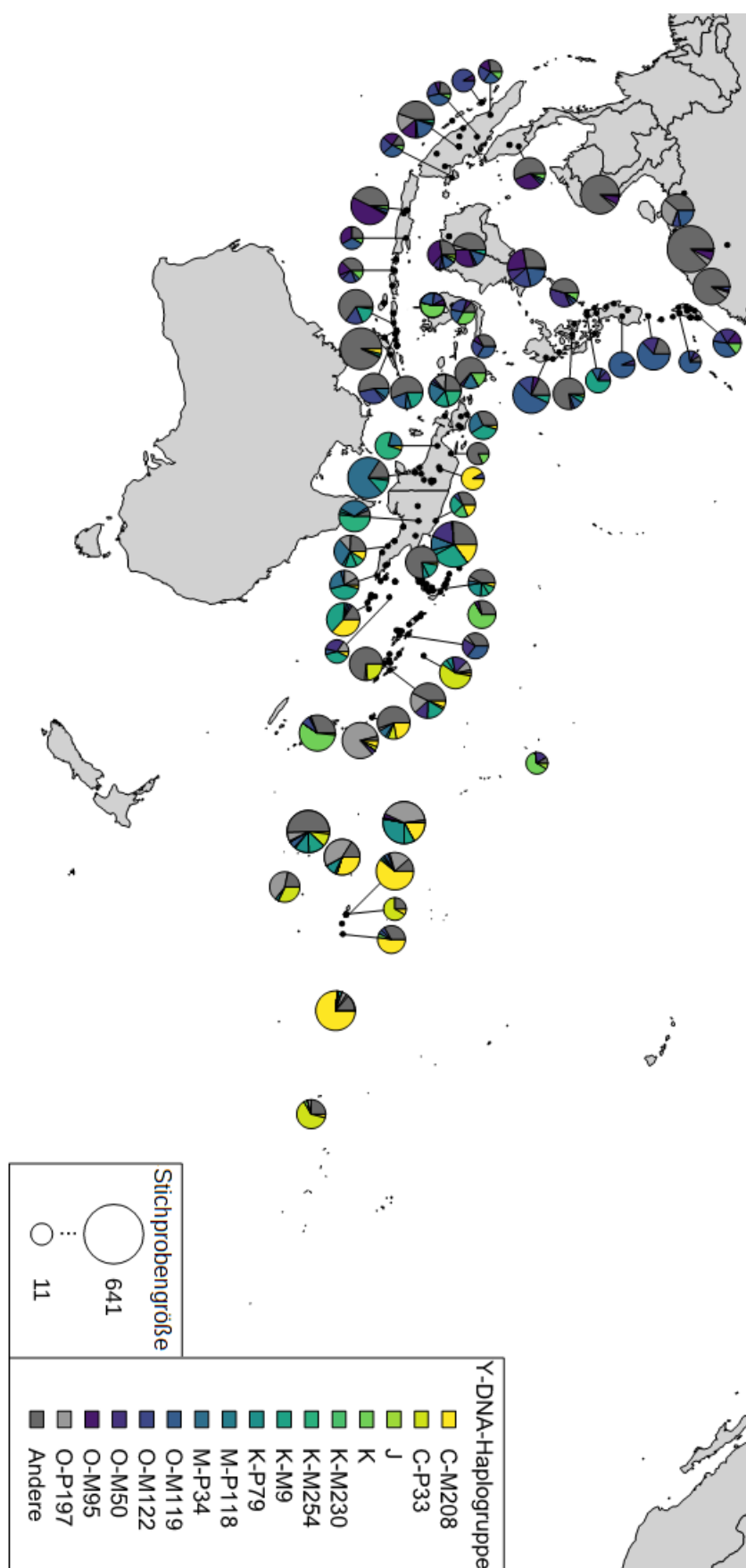
### B.3 GEOGRAPHISCHE VERTEILUNG WICHTIGER MTDNA-HAPLOGRUPPEN

Die auf der nachfolgenden Seite dargestellte Abbildung gibt Auskunft über die geographische Verteilung der wichtigsten mitochondrialen Haplogruppen im pazifischen Untersuchungsgebiet. Die kleinen schwarzen Punkte stellen dabei die Stichproben-Lokalitäten dar. Die Kreisdiagramme, welche die Häufigkeits-Verteilung der wichtigsten mtDNA-Haplogruppen innerhalb der ggf. durch einen schwarzen Strich referenzierten Stichproben-Lokalität darstellen, wurden proportional zum natürlichen Logarithmus der Stichprobengröße skaliert.



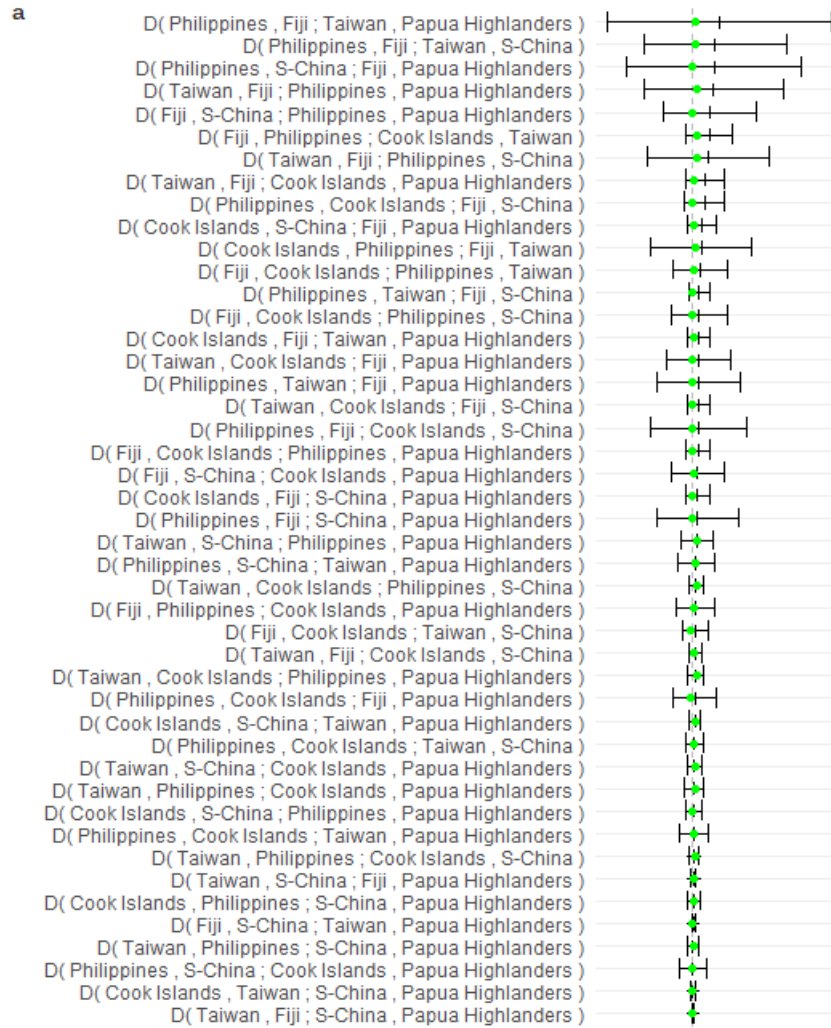
## B.4 GEOGRAPHISCHE VERTEILUNG WICHTIGER Y-DNA-HAPLOGRUPPEN

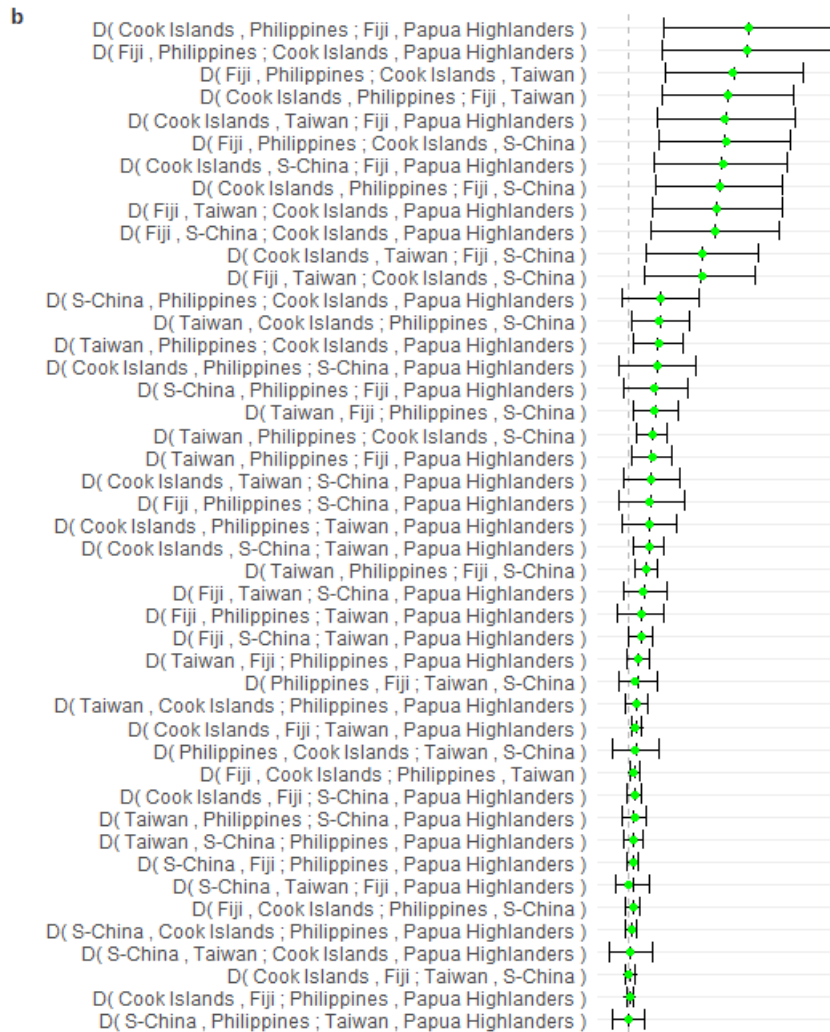
Die auf der nachfolgenden Seite dargestellte Abbildung gibt Auskunft über die geographische Verteilung der wichtigsten Y-chromosomalen Haplogruppen im pazifischen Untersuchungsgebiet. Die kleinen schwarzen Punkte stellen dabei die Stichproben-Lokalitäten dar. Die Kreisdiagramme, welche die Häufigkeits-Verteilung der wichtigsten Y-DNA-Haplogruppen innerhalb der ggf. durch einen schwarzen Strich referenzierten Stichproben-Lokalität darstellen, wurden proportional zum natürlichen Logarithmus der Stichprobengröße skaliert.

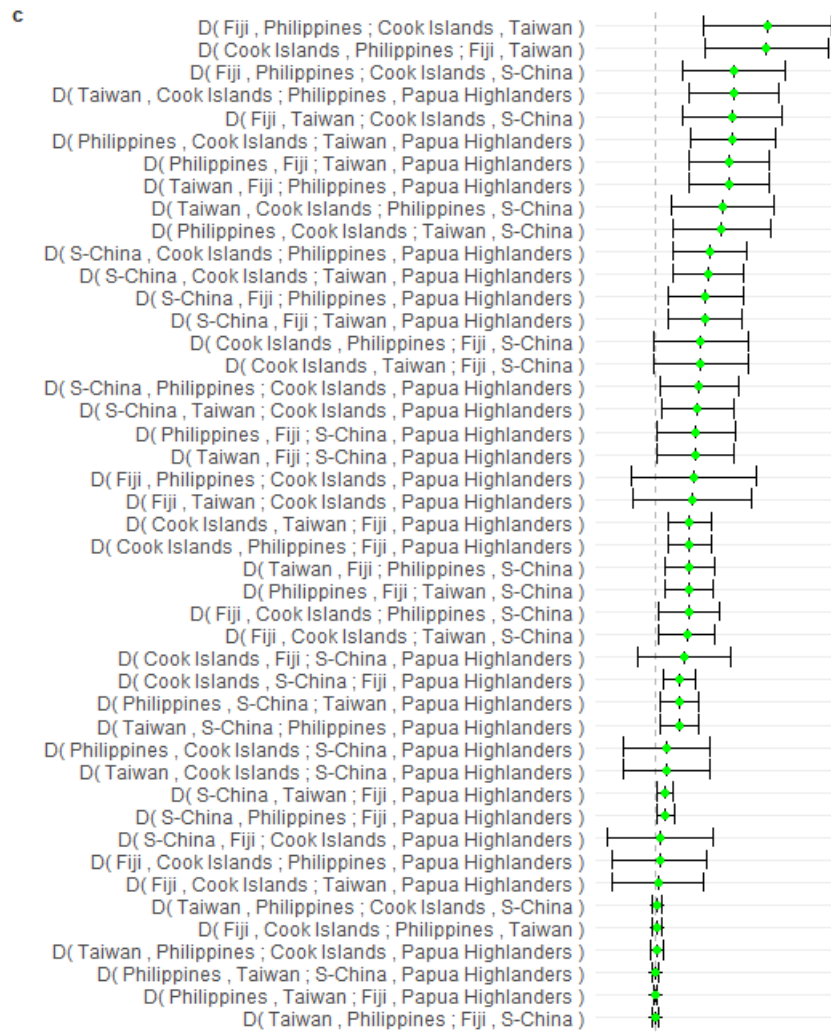


B.5 GESCHÄTZTE  $f$ -STATISTIKEN UND IHRE KONFIDENZ-INTERVALLE

Auf den nachfolgenden drei Seiten sind die für den als optimal identifizierten *Admixture*-Baum (vgl. Abb. 23, S. 168) durch Anpassung an die autosomalen (a), mitochondrialen (b) und Y-chromosomalen Daten (c) geschätzten theoretischen  $f_4$ -Statistiken (grüne Punkte) sowie die aus den empirischen  $f_4$ -Statistiken geschätzten Konfidenz-Intervalle dargestellt. Die jeweils links neben den Fehlerbalken aufgelisteten Populationen geben an, für welche Kombinationen die  $f$ -Statistik (syn. D) dargestellt wurde. Die grau gestrichelte, vertikale Linie gibt dabei einen  $f_4$ -Wert von 0 an.



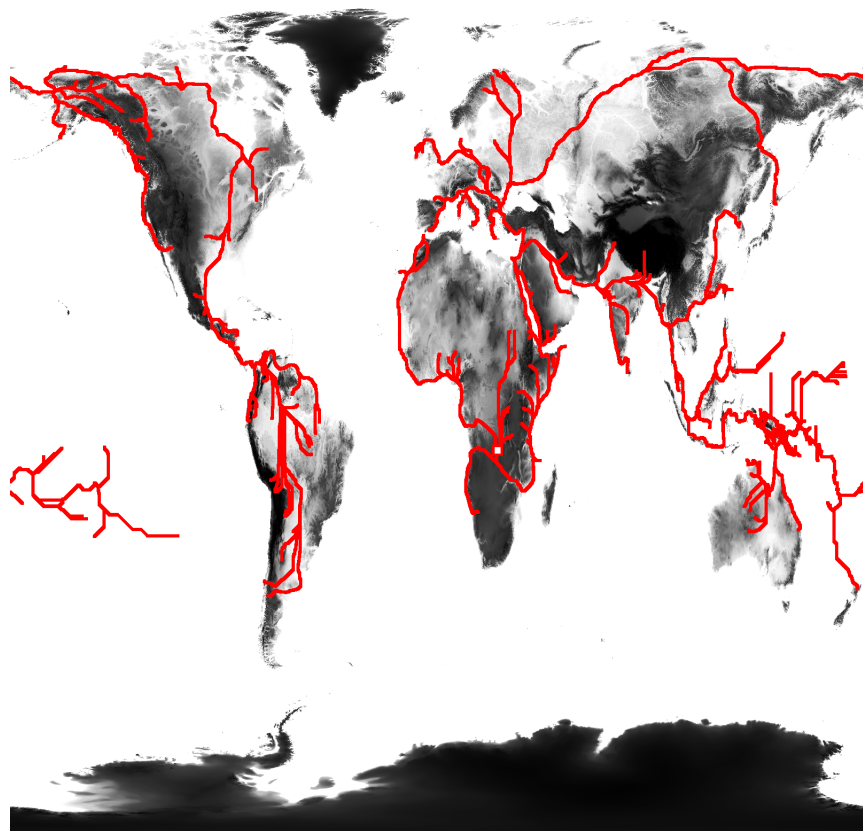






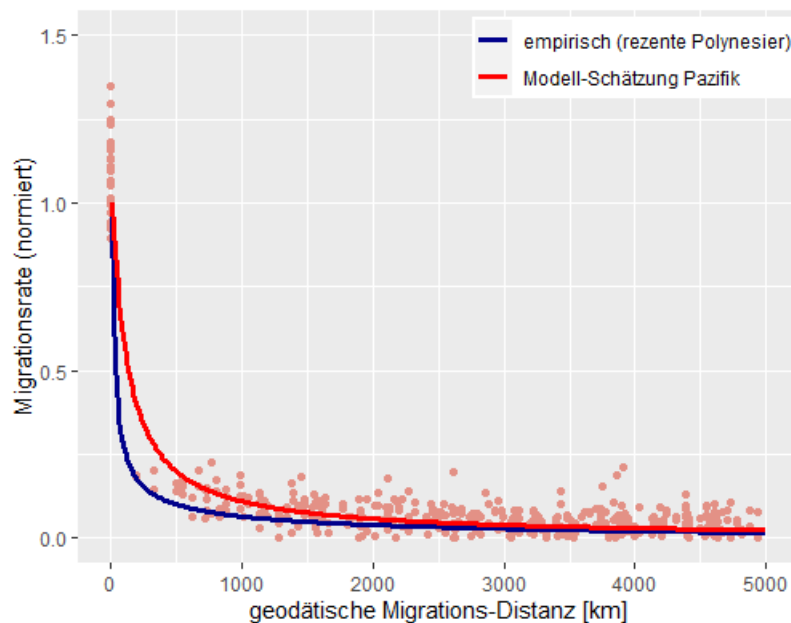
**B.6 EXEMPLARISCHE DARSTELLUNG GESCHÄTZTER MIGRATIONS-  
ROUTEN**

Dargestellt sind die anhand des angenommenen Ausgangsorts der *Out of Africa*-Migration (rot umrandetes weißes Quadrat) und der globalen Topographie geschätzten Migrationsrouten, welche von diesem Ursprungsort zu den geographischen Stichproben-Lokalitäten (dargestellt für die Stichproben der klassischen genetischen Marker) führen. Die verschiedenen Grautöne repräsentieren dabei die geographische Höhe (weiß: 0 m ü. N. N., schwarz: 8489 m ü. N. N.)



## B.7 VERGLEICH GESCHÄTZTER MIGRATIONS-DYNAMIKEN

Dargestellt ist der Zusammenhang zwischen der geschätzten und normierten Migrationsrate mit der geodätischen Migrations-Distanz innerhalb des pazifischen Untersuchungsgebiets. Dabei zeigt die dunkelblaue Linie die mit Hilfe bezeugter Kanufahrten rezenter Individuen (im 18. und 19. Jahrhundert) geschätzte polynesische Migrations-Dynamik. Die rote Linie stellt hingegen den Zusammenhang dar, wie er sich anhand der Modellierung der Diversitäts-Entwicklung im gesamten pazifischen Untersuchungsgebiet (im Mittel über die vergangenen 4500 Jahre) darstellt. Daraus wird ersichtlich, daß zu früheren Zeiten Migrationen über weite Distanzen tendenziell häufiger stattfanden als in der Spätphase der austronesischen Expansion. Die eingezeichneten roten Punkte geben die anhand der autosomalen Daten geschätzten normierten Migrationsraten wieder, wobei sich der Zusammenhang zwischen Migrationsraten und Migrations-Distanz nicht signifikant über die Schätzer der autosomalen, mitochondrialen und Y-chromosomalen Datensätze hinweg unterscheidet.





## INHALT DES ELEKTRONISCHEN ANHANGS

---

Der elektronische Anhang zur vorliegenden Arbeit beinhaltet die darin verwendeten Datensätze:

- 01. *classical data.csv*
- 02. *hla.csv*
- 03. *mtSNPs.csv*
- 04. *Y-SNPs.csv*
- 05. *skullPCs.csv*

Diese Dateien enthalten neben Meta-Daten und den geschätzten Marker-Häufigkeiten der untersuchten Entitäten auch jeweils Angaben zur geschätzten Migrations-Distanz nach Afrika sowie Ausprägungen der potentiellen Selektions-Faktoren. Darüber hinaus sind im elektronischen Anhang weitere Dateien hinterlegt:

- |                                   |                                                              |
|-----------------------------------|--------------------------------------------------------------|
| 06. <i>selection class.csv</i>    | Selektions-Modelle für die klassischen genetischen Marker    |
| 07. <i>selection hla.csv</i>      | Selektions-Modelle für die Allele der untersuchten HLA-Gene  |
| 08. <i>selection mtSNPs.csv</i>   | Selektions-Modelle für die mitochondrialen Marker            |
| 09. <i>selection Y-SNPs.csv</i>   | Selektions-Modelle für die Y-chromosomalen SNPs bzw. -Indels |
| 10. <i>selection skullPCs.csv</i> | Selektions-Modelle für die Schädel-Dimensionen               |

Für diese Selektions-Modelle sind in den o. a. Dateien jeweils die Steigungs-Koeffizienten, der Determinations-Koeffizient des Modells sowie sein p-Wert hinterlegt.

- |                                 |                                                                                          |
|---------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------|
| 11. <i>migration auto.csv</i>   | Geschätzte autosomale Migrationsraten                                                    |
| 12. <i>migration mtSNPs.csv</i> | Geschätzte mitochondriale Migrationsraten                                                |
| 13. <i>migration Y-SNPs.csv</i> | Geschätzte Y-chromosomale Migrationsraten                                                |
| 14. <i>ETM2.mp4</i>             | Simulierte <i>Asian Ancestry</i> -Entwicklung nach dem <i>Express Train</i> -Modell ETM2 |
| 15. <i>SBT.mp4</i>              | Simulierte <i>Asian Ancestry</i> -Entwicklung nach der <i>Slow Boat</i> -Theorie         |



## BIBLIOGRAPHIE





## PUBLIKATIONEN

---

- Abbas, M, Bobo, LD, Hsieh, YH, Berka, N, Dunston, G, Bonney, GE, Apprey, V, Quinn, TC, & West, SK (2009) Human Leukocyte Antigen (HLA)-B, DRB1, and DQB1 Allotypes Associated with Disease and Protection of Trachoma Endemic Villagers. *Microbiol. Immunol.* 50(4): 1734 – 1738.
- Acsádi, G, & Nemeskéri, J (1970) Human Life Span and Mortality. Akadémiai Kiadó, Budapest: 346 pp.
- Addison, DJ, & Matisoo-Smith, E (2010) Rethinking Polynesian origins: a West-Polynesia Triple-I Model. *Archaeol. Ocean.* 45(1): 1 – 12.
- Aeschlimann, J, & Westhoff, CM (2019) MNS and Duffy Blood Group Systems. In: Shaz, BH, Hillyer, CD, & Gil, MR (ed.) *Transfusion Medicine and Hemostasis. Clinical and Laboratory Aspects.* 3rd edition. Elsevier Inc.: 163 – 167.
- Agrawal, S, Khan, F, & Bharadwaj, U (2007) Human genetic variation studies and HLA class II loci. *Int. J. Immunogenet.* 34(4): 247 – 252.
- Agrawal, S, Srivastava, K, Borkar, M, & Chaudhuri, TK (2008) Genetic affinities of north and northeastern populations of India: inference from HLA-based study. *Tissue Antigens* 72(2): 120 – 130.
- Ahmad, T, Armuzzi, A, Neville, M, Bunce, M, Ling, KL, Welsh, KI, Marshall, SE, & Jewell, DP (2003) The contribution of human leukocyte antigen complex genes to disease phenotype in ulcerative colitis. *Tissue Antigens* 62(6): 527 – 535.
- Aizawa, H, Kinouchi, Y, Negoro, K, Nomura, E, Imai, G, Takahashi, S, Takagi, S, Kakuta, Y, Tosa, M, Mochida, A, Matsumura, Y, Endo, K, Shimosegawa, T (2009) HLA-B is the best candidate of susceptibility genes in HLA for Japanese ulcerative colitis. *Tissue Antigens* 73(6): 569 – 574.
- Aksoy, M, Ikin, EW, Mourant, AE, & Lehmann, H (1958) Blood Groups, Haemoglobins, and Thalassaemia in Turks in Southern Turkey and Eti-Turks. *Br. Med. J.* 2(5102): 937 – 939.
- Aldener-Cannavá, A, & Olerup, O (2001) HLA-DPB1 typing by polymerase chain reaction amplification with sequence-specific primers. *Tissue Antigens* 57(4): 287 – 299.
- Alfred, BM, Stout, TD, Lee, M, Tipton, R, Petrakis, NL, & Birkbeck, J (1972a) Blood Groups and Red Cell Enzymes of the Ross River (Northern Tutchone), and Upper Liard (Slave) Indians. *Am. J. Phys. Anthropol.* 36(2): 161 – 164.
- Alfred, BM, Stout, TD, Lowry, RB, Lee, M, & Birkbeck, J (1972b) Blood Groups of Six Indian Bands of North-Eastern British Columbia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 36(2): 157 – 160.

- Alfred, BM, Stout, TD, Birkbeck, J, Lee, M, & Petrakis, NL (1969) Blood Groups, Red Cell Enzymes, and Cerumen Types of the Ahousat (Nootka) Indians. *Am. J. Phys. Anthropol.* 31(3): 391 – 398.
- Alfred, BM, Stout, TD, Lee, M, Birkbeck, J, & Petrakis, N (1970) Blood Groups, Phosphoglucomutase, and Cerumen Types of the Anaham (Chilcotin) Indians. *Am. J. Phys. Anthropol.* 32(3): 329 – 337.
- Ali, E, Ahmed, MU, Alam, S, & Rahman, H (2008) HLA-A, -B, and -DRB1 allele frequencies in the Bangladeshi population. *Tissue Antigens* 72(2): 115 – 119.
- Allbrook, D, Barnicot, NA, Dance, N, Lawler, SD, Marshall, R, & Mungai, J (1965) Blood Groups, Haemoglobin and Serum Factors of the Karamojo. *Hum. Biol.* 37(3): 217 – 237.
- Allison, AC, Broman, B, Mourant, AE, & Ryttinger, L (1956) The Blood Groups of the Swedish Lapps. *J. R. Anthropol. Inst.* 86(1): 87 – 94.
- Allison, AC, Ikin, EW, & Mourant, AE (1954) Further Observations on Blood Groups in East African Tribes. *J. R. Anthropol. Inst.* 84(1-2): 158 – 162.
- Allison, AC, Ikin, EW, Mourant, AE, & Raper, AB (1952) Blood Groups in Some East African Tribes. *J. R. Anthropol. Inst.* 82(1): 55 – 61.
- Amirzargar, A, Mohseni, N, Shokrgozar, MA, Arjang, Z, Ahmadi, N, Behzadi, MY, Amanzadeh, A, & Shokri, F (2008) HLA-DRB1, DQA1 and DQB1 Alleles and Haplotypes Frequencies in Iranian Healthy Adult Responders and Non-Responders to Recombinant Hepatitis B Vaccine. *Iran. J. Immunol.* 5(2): 92 – 99.
- Anceaux, J (1965) Linguistic theories about the Austronesian homeland. *Bijdragen tot de Taal-, Land- en Volkenkunde* 121(4): 417 – 432.
- Anderson, A (2008) Traditionalism, Interaction, and Long-Distance Seafaring in Polynesia. *J. Island Coast. Archaeol.* 3(2): 240 – 250.
- Aneja, D, Vora, SR, Camci, ED, Shapiro, LG, & Cox, TC (2015) Automated Detection of 3D Landmarks for the Elimination of Non-Biological Variation in Geometric Morphometric Analyses. *Proc. IEEE Int. Symp. Comput. Based Med. Syst.* 28: 78 – 83.
- Anson, D (1986) Lapita Pottery of the Bismarck Archipelago and its affinities. *Archaeol. Ocean.* 21(3): 157 – 165.
- Arlehamn, CSL, Copin, R, Leary, S, Mack, SJ, Philips, E, Mallal, S, Sette, A, Blatner, G, Siefers, H, & Ernst, JD (2017) Sequence-based HLA-A, B, C, DP, DQ, and DR typing of 100 Luo infants from the Boro area of Nyanza Province, Kenya. *Hum. Immunol.* 78(4): 325 – 326.
- Armas, JB, Destro-Bisol, G, López-Vazquez, A, Couto, AR, Spedini, G, Gonzalez, S, Battaggia, C, Peixoto, MJ, Martinez-Borra, J, & López-Larrea, C (2003) HLA class I variation in the West African Pygmies and their genetic relationship with other African populations. *Tissue Antigens* 62(3): 233 — 242.

- Armytage, J, Kooptzoff, O, & Walsh, RJ (1959) A Study of the Hemoglobin Values and Blood Groups of Some Indigenous Natives of the Bulolo River Valley, New Guinea. *Oceania* 29(4): 297 – 301.
- Arnaiz-Villena, A, Gonzalez-Alcos, V, Serrano-Vela, JI, Reguera, R, Barbolla, L, Parga-Lozano, C, Gómez-Prieto, P, Abd-El-Fatah-Khalil, S, & Moscoso, J (2009) HLA genes in Uros from Titikaka Lake, Peru: origin and relationship with other Amerindians and worldwide populations. *Int. J. Immunogenet.* 36(3): 159 – 167.
- Arnaiz-Villena, A, Siles, N, Moscoso, J, Zamora, J, Serrano-Vela, JI, Gomez-Casado, E, Castro, MJ, & Martinez-Laso, J (2005) Origin of Aymaras from Bolivia and their relationship with other Amerindians according to HLA genes. *Tissue Antigens* 65(4): 379 – 390.
- Assane, AAA, Fabricio-Silva, GM, Cardoso-Oliveira, J, Mabunda, NEJ, Sousa, AM, Jani, IV, Ferreira, OC, & Porto, LCMS (2010) Human leukocyte antigen-A, -B, and -DRB1 allele and haplotype frequencies in the Mozambican population: A blood donor-based population study. *Hum. Immunol.* 71(10): 1027 – 1032.
- Ave, JB (1972) Kalimantan Dayaks. In: LeBar, FM (ed.) *Ethnic Groups of Insular Southeast Asia*. Vol. 1: Indonesia, Andaman Islands & Madagascar. HRAF Press, New Haven: 185 – 187.
- Ayed, K, Ayed-Jendoubi, S, Sfar, I, Labonne, MP, & Gebuhrer, L (2004) HLA class-I and HLA class-II phenotypic, gene and haplotypic frequencies in Tunisians by using molecular typing data. *Tissue Antigens* 64(4): 520 – 532.
- Bae, CJ, Douka, K, & Petraglia, MD (2017) On the origin of modern humans: Asian perspectives. *Science* 358(6368): eaai9067.
- Bajatzadeh, M, & Walter, H (1969) Blood and Serum Typings in Koreans. *Hum. Hered.* 19(5): 514 – 523.
- Balloux, F, Amos, W, & Coulson, T (2004) Does heterozygosity estimate inbreeding in real populations? *Mol. Ecol.* 13(10): 3021 – 3031.
- Balloux, F, Handley, LJL, Jombart, T, Liu, H, & Manica, A (2009) Climate shaped the worldwide distribution of human mitochondrial DNA sequence variation. *Proc. R. Soc. London B* 276(1672): 3447 – 3455.
- Bandelt, HJ, Kong, QP, Parson, W, & Salas, A (2005) More evidence for non-maternal inheritance of mitochondrial DNA? *J. Med. Geent.* 42(12): 957 – 960.
- Bannai, M, Tokunaga, K, Imanishi, T, Harihara, S, Fujisawa, K, Juji, T, & Omoto, K (1996) HLA class II alleles in Ainu living in Hidaka district, Hokkaido, northern Japan. *Am. J. Phys. Anthropol.* 101(1): 1 – 9.
- Barber, CB, Dobkin, DP, & Huhdanpaa, H (1996) The Quickhull Algorithm for Convex Hulls. *ACM Trans. Math. Softw.* 22(4): 469 – 483.

- Baret, D, Bole, J, Outecho, A, & Sand, C (2000) Etude de Potentiel et Pré-inventaire des Ressources Patrimoniales du Milieu (Nouméa) Projet Koniambo: Etude environnemental de Base, Nouméa.
- Barnes, RH (1974) Kédang: A Study of the Collective Thought of an Eastern Indonesian People. Clarendon Press, Oxford: 350 pp.
- Barnicot, NA, Krimbas, C, McConnell, RB, & Beaven, GH (1965) A Genetical Survey of Sphakiá, Crete. *Hum. Biol.* 37(3): 274 – 298.
- Barp, F, Baret, D, Domergue, S, & Haluathr, MK (2006) Projet Koniambo. Etude archéologique phase 3. Rapport Final d'Opération. Nouméa: Rapport interne Falconbridge.
- Barbujani, G (2000) Geographic Patterns: How to Identify Them and Why. *Hum. Biol.* 72(1): 133 – 153.
- Battaglia, V, Fornarino, S, Al.Zahery, N, Olivieri, A, Pala, M, Myres, NM, King, RJ, Rootsi, S, Marjanovic, D, Primorac, D, Hadziselimovic, R, Vidovic, S, Drobnic, K, Durmishi, N, Torroni, A, Santachiara-Benerecetti, AS, Underhill, PA, & Semino, O (2009) Y-chromosomal evidence of the cultural diffusion of agriculture in southeast Europe. *Eur. J. Hum. Genet.* 17(6): 820 – 830.
- Bayard, DT (1966) The Cultural Relationships of the Polynesian Outliers. Master thesis. University of Hawaii: 147 pp.
- Beatty, AW (1993) Nias. In: Hockings, P (ed.) *Encyclopedia of World Cultures*. Vol. 5: East and Southeast Asia. GK Hall & Co., New York: 194 – 197.
- Beaumont, MA, Zhang, W, & Balding, DJ (2002) Approximate Bayesian Computation in Population Genetics. *Genetics* 162(4): 2025 – 2035.
- Bedford, S (2003) The timing and nature of Lapita colonisation in Vanuatu: the haze begins to clear: In: Sand, C (ed.) *Pacific Archaeology: assessments and prospects*. Nouméa: Les Cahiers de l'archéologie en Nouvelle-Calédonie 15: 147 – 158.
- Bedford, S, & Spriggs, M (2007) Northern Vanuatu as a Pacific Crossroads: the Archaeology of Discovery Interaction and the Emergence of the "Ethnographic Present". *Asian Perspect.* 47(1): 95 – 120.
- Bedford, S, Blust, R, Burley, DV, Cox, M, Kirch, PV, Matisoo-Smith, E, Næss, Å, Pawley, A, Sand, C, & Sheppard, P (2018) Ancient DNA and its contribution to understanding the human history of the Pacific Islands. *Archaeol. Ocean.* 53(3): 205 – 219.
- Bedford, S, Hoffman, A, Kaltal, M, Regenvanu, R, & Shing, R (2004) Dentate-stamped Lapita reappears on Efate, Central Vanuatu: A four decade long drought is broken. *Archaeology in New Zealand* 47(1): 39 – 49.
- Bedford, S, Spriggs, M, & Regenvanu, R (2006) The Teoma Lapita site and the early human settlement of the Pacific Islands. *Antiquity* 80(310): 812 – 828.
- Bedford, S, Spriggs, M, Wilson, M, & Regenvanu, R (1998) The Australian National University – National Museum of Vanuatu archaeo-

- logy project: a preliminary report on the establishment of culture sequence and rock art research. *Asian Perspect.* 37(2): 165 – 193.
- Begovich, AB, Moonsamy, PV, Mack, SJ, Barcellos, LF, Steiner, LL, Grams, S, Suraj-Baker, V, Hollenbach, J, Trachtenberg, E, Louie, L, Zimmermann, P, Hill, AVS, Stoneking, M, Sasazuki, T, Konenkov, VI, Sartakova, ML, Titanji, VPK, Rickards, O, & Klitz, W (2001) Genetic variability and linkage disequilibrium within the HLA-DP region: analysis of 15 different populations. *Tissue Antigens* 57(5): 424 – 439.
- Bell, AV, Currie, C, Irwin, G, & Bradbury, C (2015) Driving Factors in the Colonization of Oceania: Developing Island-Level Statistical Models to Test Competing Hypotheses. *Am. Antiq.* 80(2): 397 – 407.
- Bellmann, R (1956) On a Routing Problem. *Q. J. Math.* 16(1): 87 – 90.
- Bellwood, P (1991) The Austronesian Dispersal and the Origin of Languages. *Sci. Am.* 265(1): 88 – 93.
- Bellwood, P (1984 – 1985) A Hypothesis for Austronesian Origins. *Asian Perspect.* 26(1): 107 – 117.
- Bellwood, P (2011) Holocene Population History in the Pacific Region as a Model for Worldwide Food Producer Dispersals. *Curr. Anthropol.* 52(S4): S363 – S378.
- Bellwood, P, Fox, JJ, & Tryon, D (1995) The Austronesians: Historical and Comparative Perspectives. Department of Anthropology, Research School of Pacific and Asian Studies, Australian National University, Canberra: 367 pp.
- Bellwood, P, Chambers, G, Ross, M, & Hung, HC (2011) Are 'Cultures' Inherited? Multidisciplinary Perspectives on the Origins and Migrations of Austronesian-Speaking Peoples Prior to 1000 BC. In: Roberts, B, & Van der Linden, M (ed.) *Investigating Archaeological Cultures: Material Culture, Variability and Transmission*. Springer, Berlin: 321 – 354.
- Bengtsson, BO, & Goodfellow, PN (1987) The effect of recombination between the X and Y chromosomes of mammals. *Ann. Hum. Genet.* 51(1): 57 – 64.
- Benton, M, Macartney-Coxson, D, Eccles, D, Griffiths, L, Chambers, G, & Lea, R (2012) Complete Mitochondrial Genome Sequencing Reveals Novel Haplotypes in a Polynesian Population. *PLoS One* 7(4): e35026.
- Bergström, A, Oppenheimer, SJ, Mentzer, AJ, Auckland, K, Robson, K, Attenborough, R, Alpers, MP, Koki, G, Pomat, W, Siba, P, Xue, Y, Sandhu, MS, & Tyler-Smith, C (2017) A Neolithic expansion, but strong genetic structure, in the independent history of New Guinea. *Science* 357(6356): 1160 – 1163.
- Bermisheva, MA, Kutuev, IA, Korshunova, TY, Dubova, NA, Villems, R, & Khusnutdinova, EK (2004) Phylogeographic Analysis of Mitochondrial DNA in the Nogays: A Strong Mixture of Maternal

- Lineages from Eastern and Western Eurasia. *Mol. Biol.* 38(4): 516 – 523.
- Bertorelle, G, Benazzo, A, & Mona, S (2010) ABC as a flexible framework to estimate demography over space and time: some cons, many pros. *Mol. Ecol.* 19(13): 2609 – 2625.
- Besl, PJ, & McKay, ND (1992) A Method for Registration of 3-D Shapes. *IEEE T. Pattern Anal.* 14(2): 239 – 256.
- Best, MW, Layrisse, M, & Bermejo, R (1962) Blood Group Antigens in Aymara and Quechua Speaking Tribes from Near Puno, Peru. *Am. J. Phys. Anthropol.* 20(3): 321 – 329.
- Best, SB (1984) Lakeba: the prehistory of a Fijian Island. Dissertation. Department of Anthropology, University of Auckland, Auckland.
- Betti, L, Balloux, F, Amos, W, Hanihara, T, & Manica, A (2009) Distance from Africa, not climate, explains within-population phenotypic diversity in humans. *Proc. R. Soc. London B* 276(1658): 809 – 814.
- Bhasin, MK (1974) A Genetic Study on the Newars of Nepal Valley. *Am. J. Phys. Anthropol.* 40(1): 67 – 74.
- Bhattacharjee, PN (1966) Distribution of the Blood Groups ( $A_1A_2BO$ , MNSs, Rh), and the Secretor Factor among the Muslims and the Pandits of Kashmir. *Z. Morph. Anthropol.* 58(1): 86 – 94.
- Bhattacharjee, PN, & Kumar, N (1969) A Blood Group Genetic Survey in the Dudh Kharias of the Ranchi District (Bihar, India). *Hum. Hered.* 19(4): 385 – 397.
- Bindl, R (2009) Analytische Sterbealtersbestimmung von Skelettfunden. Möglichkeiten und Grenzen bei der Bearbeitung von historischem und rezentem Skelettmaterial. Dissertation. Friedrich-Schiller-Universität, Jena: 155 pp.
- Biondi, G, Rickards, O, Martinez-Labarga, C, Taraborelli, T, Ciminelli, B, & Gruppioni, G (1996) Biodemography and Genetics of the Berba of Benin. *Am. J. Phys. Anthropol.* 99(4): 519 – 535.
- Bird, GWG, Jayaram, TK, Ikin, EW, Mourant, AE, & Lehmann, H (1957) The Blood Groups and Haemoglobin of the Gorkhas of Nepal. *Am. J. Phys. Anthropol.* 15(2): 163 – 169.
- Bird, MI, Condie, SA, O'Connor, S, O'Grady, D, Reepmeyer, C, Ulm, S, Zega, M, Saltré, F, & Bradshaw, CJA (2019) Early human settlement of Sahul was not an accident. *Sci. Rep.* 9(1): 1 – 10.
- Blair, LM, & Feldman, MW (2015) The role of climate and out-of-Africa migration in the frequencies of risk alleles for 21 human diseases. *BMC Genet.* 16(1): 81.
- Blake, NM, McLouglin, H, & Nurse, GT (1981) Serogenetic Studies on the Kamea (Kapau) Anga of the Interior of the Gulf Province of Papua. *Hum. Hered.* 31(3): 191 – 196.
- Blanz, V, & Vetter, T (1999) A Morphable Model For The Synthesis Of 3D Faces. Proceedings of the 26th annual conference on Computer graphics and interactive techniques: 187 – 194.

- Blanz, V, & Vetter, T (2003) Face Recognition Based on Fitting a 3D Morphable Model *IEEE T. Pattern Anal.* 25(9): 1063 – 1074.
- Blumberg, BS, Ikin, EW, & Mourant, AE (1961) The Blood Groups of the Pastoral Fulani of Northern Nigeria and the Yoruba of Western Nigeria. *Am. J. Phys. Anthropol.* 19(2): 195 – 201.
- Blumberg, BS, Martin, JR, Allen, FH, Weiner, JL, Vitagliano, EM, & Cooke, A (1964) Blood Groups of the Naskapi and Montagnais Indians of Schefferville, Quebec. *Hum. Biol.* 36(3): 263 – 272.
- Blust, R (1996) Austronesian Culture History: The Window of Language. *Trans. Am. Philos. Soc.* 86(5): 28 – 35.
- Boca, SM, Huang, L, & Rosenberg, NA (2019) On the heterozygosity of an admixed population. *bioRxiv*: 820241.
- Boldyreva, MN, Alexeev, LP, Khaitov, RM, Gouskova, IA, Bogatova, OV, Yankevich, TE, Khromova, NA, Balanovskaya, EV, Balanovsky, OP, Pshenichnov, AS, Tcelenskaya, IN, Kashenin, MN, Ganicheva, LL, Pozdeeva, OS, Evseeva, IV, & Saroyants, LV (2005) HLA-genetic diversity among populations of Russia and FSU. I. Russians. *Immunol. Russia* 26(5): 260 – 263.
- Boldyreva, MN, Gouskova, IA, Bogatova, OV, Yankevich, TE, Khromova, NA, Tegako, OV, Atramentova, LA, Ishchouk, MV, Doubova, NA, Ganicheva, LL, Posdeeva, OS, Balanovskaya, EV, & Alexeev, LP (2006) HLA-genetic diversity among populations of Russia and FIS. Populations of European part. *Immunolog. Russia* 27(4): 198 – 202.
- Bolnick, DA, Bolnick, DI, & Smith, DG (2006) Asymmetric Male and Female Genetic Histories among Native Americans from Eastern North America. *Mol. Biol. Evol.* 23(11): 2161 – 2174.
- Bonato, SL, Redd, AJ, Salzano, FM, & Stoneking, M (1996) Lack of ancient Polynesian-Amerindian contact. *Am. J. Hum. Genet.* 59(1): 253 – 258.
- Booth, PB, & eka Oraka, R (1968) Blood Group Frequencies along the South Coast of Papua. *Archaeol. Phys. Anthropol. Oceania* 3(2): 146 – 155.
- Booth, PB, & Saave, JJ (1970) Blood Groups and Other Genetic Data from the D'Entrecasteaux and Trobriand Islands, and the Louisiade Archipelago, Papua. *Archaeol. Phys. Anthropol. Oceania* 5(3): 185 – 191.
- Booth, PB, & Vines, AP (1967) Blood Groups and Other Genetic Data from Bougainville, New Guinea: With Observations on the Occurrence of the R<sub>0</sub> (cde) and R<sub>z</sub> (CDE) Gene Complexes in Melanesia. *Archaeol. & Phys. Anthropol. Oceania* 2(3): 227 – 235.
- Booth, PB, & Vines, AP (1969) Nuguria Atolls (Fead Islands), Bougainville District, New Guinea: Blood Group and Other Genetic Data. *Archaeol. Phys. Anthropol. Oceania* 4(2): 120 – 122.
- Booth, PB, Mourant, AE, Tills, D, Kopec, AC, Warlow, A, Teesdale, P, Hornabrook, RW, Crane, GG, & Saave, JJ (1981) Genetic surveys

- from the Central, Morobe and Northern Districts, Papua New Guinea. *Ann. Hum. Biol.* 8(5): 435 – 445.
- Booth, PB, Vines, AP, & Saave, JJ (1969) Further Blood Group Genetic Data from New Britain. *Archaeol. Phys. Anthropol. Oceania* 4(2): 113 – 119.
- Borcard, D, & Legendre, P (2012) Is the Mantel correlogram powerful enough to be useful in ecological analysis? A simulation study. *Ecology* 93(6): 1473 – 1481.
- Bowen, JR (1993a) Gayo. In: Hockings, P (ed.) *Encyclopedia of World Cultures*. Vol. 5: East and Southeast Asia. GK Hall & Co., New York: 88 – 90.
- Bowen, JR (1993b) Organ-Besemah. In: Hockings, P (ed.) *Encyclopedia of World Cultures*. Vol. 5: East and Southeast Asia. GK Hall & Co., New York: 197 – 199.
- Boyce, AJ, Harrison, GA, Platt, CM, Hornabrook, RW, Serjeantson, S, Kirk, RL, & Booth, PB (1978) Migration and Genetic Diversity in an Island Population: Karkar, Papua New Guinea. *Proc. R. Soc. London B* 202(1147): 269 – 29.
- Brace, S, Diekmann, Y, Booth, TJ, van Dorp, L, Faltyskova, Z, Rohland, N, Mallick, S, Olalde, I, Ferry, M, Michel, M, Oppenheimer, J, Broomandkhoshbacht, N, Stewardson, K, Martiniano, R, Walsh, S, Kayser, M, Charlton, S, Hellenthal, G, Armit, I, Schulting, R, Craig, OE, Sheridan, A, Pearson, MP, Stringer, C, Reich, D, Thomas, MG, & Barnes, I (2019) Ancient Genomes Indicated Population Replacement in Early Neolithic Britain. *Nat. Ecol. Evol.* 3(5): 765 – 771.
- Bradshaw, CJA, Ulm, S, Williams, AN, Bird, MI, Roberts, RG, Jacobs, Z, Laviano, F, Weyrich, LS, Friedrich, T, Norman, K, & Saltr , F (2019) Minimum founding populations for the first peopling of Sahul. *Nat. Ecol. Evol.* 3(7): 1057 – 1063.
- Br uer, G (1988) Osteometrie: In: Knu mann, R (ed.) *Anthropologie. Handbuch der vergleichenden Biologie des Menschen*. Bd. I. Wesen und Methoden der Anthropologie. Teil 1. Wissenschaftstheorie, Geschichte, morphologische Methoden: 180 – 231.
- Brand o, A, Eng, KK, Rito, T, Cavadas, B, Bulbeck, D, Gandini, F, Pala, M, Mormina, M, Hudson, B, White, J, Ko, TM, Saidin, M, Zafarina, Z, Oppenheimer, S, Richards, MB, Pereira, L, & Soares, P (2016) Quantifying the legacy of the Chinese Neolithic on the maternal genetic heritage of Taiwan and Island Southeast Asia. *Hum. Genet.* 135(4): 363 – 376.
- Brandst tter, A, Peterson, CT, Irwin, JA, Mpoke, S, Koech, DK, Parson, W, & Parsons, TJ (2004) Mitochondrial DNA control region sequences from Nairobi (Kenya): inferring phylogenetic parameters for the establishment of a forensic database. *Int. J. Legal Med.* 118(5): 294 – 306.



- Breguet, G, Ney, R, Grimm, W, Hope, SL, Kirk, RL, Blake, NM, Narendra, IB, & Toha, A (1982) Genetic Survey of an Isolated Community in Bali, Indonesia. I. Blood Groups, Serum Proteins and Hepatitis B Serology. *Hum. Hered.* 32(1): 52 – 61.
- Breiman, L (2001) Random Forests. *Mach. Learn.* 45(1): 5 – 32.
- Bromiley, PA, Schunke, AC, Ragheb, H, Thacker, NA, & Tautz, D (2014) Semi-automatic landmark point annotation for geometric morphometrics. *Front. Zool.* 11(1): 61.
- Brooks, PJ, Garner, KE, Ikin, EW, Mourant, AE, & Drysdale, A (1953) The Blood Groups of the Northern Sudanese. *Ann. Eugen.* 18(1): 75 – 78.
- Bryson, MC (1974) Heavy-Tailed Distributions: Properties and Tests. *Technometrics* 16(1): 61 – 68.
- Buck, T, & Viðarsdóttir, US (2012) Craniofacial Evolution in Polynesia: A Geometric Morphometric Study of Population Diversity. *Am. J. Hum. Biol.* 24(6): 776 – 785.
- Burley, DV (2007) In Search of Lapita and Polynesian Plainware Settlements in Vava'u, Kingdom of Tonga. In: Bedford, S, Sand, C, & Connaughton, SP (ed.) *Oceanic Explorations: Lapita and Western Pacific Settlement*. *Terra Australis* 26: 187 – 198.
- Burley, DV, Nelson, E, & Shutler, R (1999) A radiocarbon chronology for the Eastern Lapita frontier in Tonga. *Archaeol. Ocean.* 34(2): 59 – 70.
- Burley, D, Weisler, MI, & Zaho, JX (2012) High Precision U/Th Dating of First Polynesian Settlement. *PLoS One* 7(11): e48769.
- Byard, PJ, Schanfield, MS, & Crawford, MH (1983) Admixture and Heterozygosity in West Alaskan Populations. *J. Biosoc. Sci.* 15(2): 207 – 216.
- Cachola-Abad, CK (1993) Evaluating the orthodox dual settlement model for the Hawaiian Islands: an analysis of artefact distribution and Hawaiian oral traditions. In: Graves, MW, & Green, C (ed.) *The Evolution and Organisation of prehistoric society in Polynesia*. *New Zealand Archaeological Association Monograph* 19: 13 – 32.
- Callegari-Jacques, SM, Salzano, FM, Weimer, TA, Franco, MHL, Meistriner, MA, Hutz, MH, & Schüller, L (1996) The Wai Wai Indians of South America: history and genetics. *Ann. Hum. Biol.* 23(3): 189 – 201.
- Camerini, JR (1993) Evolution, Biogeography, and Maps. An Early History of Wallace's Line. *Isis* 84(4): 700 – 727.
- Cann, RL (1994) mtDNA and Native Americans: a Southern Perspective. *Am. J. Hum. Genet.* 55(1): 7 – 11.
- Canossi, A, Piancatelli, D, Aureli, A, Oumhani, K, Ozzella, G, del Beato, T, Liberatore, G, El Aouad, R, & Adorno, D (2010) Correlation between genetic HLA class I and II polymorphisms and anthropological aspects in the Chaouya population from Morocco (Arabic speaking). *Tissue Antigens* 76(3): 177 – 193.

- Cao, K, Moormann, AM, Lyke, KE, Masaberg, C, Sumba, OP, Doumbo, OK, Koech, D, Lancaster, A, Nelson, M, Meyer, D, Single, R, Hartzman, RJ, Plowe, CV, Kazura, J, Mann, DL, Sztein, MB, Thomson, G, & Fernández-Viña (2004) Differentiation between African populations is evidenced by the diversity of alleles and haplotypes of HLA class I loci. *Tissue Antigens* 63(4): 293 – 325.
- Carro, SCS, Gilbert, F, Bulbeck, D, O'Connor, S, Louys, J, Spooner, N, Questiaux, D, Arnold, L, Price, GJ, Wood, R, & Mahirta (2019) Somewhere beyond the sea: Human cranial remains from the Lesser Sunda Islands (Alor Island, Indonesia) provide insights on Late Pleistocene peopling of Island Southeast Asia. *J. Hum. Evol.* 134: 102638.
- Carson, MT, & Kurashina, H (2012) Re-envisioning long-distance Oceanic migration: early dates in the Mariana Islands. *World Archaeol.* 44(3): 409 – 435.
- Caudill, SB, & Ford, JM (1993) Biases in frontier estimation due to heteroscedasticity. *Econ. Lett.* 41(1): 17 – 20.
- Cavalli-Sforza, LL, Menozzi, P, & Piazza, A (1994). *The History and Geography of Human Genes*. Princeton University Press, Princeton: 1088 pp.
- Čechová, E, Fazekášová, H, Ferenčík, S, Shawkatová, I, & Buc, M (1998) HLA-DRB1, -DQB1 and -DPB1 polymorphism in the Slovak population. *Tissue Antigens* 51(5): 574 – 576.
- Cerna, M, Falco, M, Friedman, H, Raimondi, E, Maccagno, A, Fernandez-Viña, M, & Stastny, P (1993) Differences in HLA class II alleles of isolated South American Indian populations from Brazil and Argentina. *Hum. Immunol.* 37(4): 213 – 220.
- Černý, V, Hájek, M, Bromová, M, mejla, R, Diallo, I, & Brdička, R (2006) mtDNA of Fulani Nomads and Their Genetic Relationships to Neighboring Sedentary Populations. *Hum. Biol.* 78(1): 9 – 27.
- Chakraborty, R, & Nei, M (1977) Bottleneck Effects on Average Heterozygosity and Genetic Distance with the Stepwise Mutation Model. *Evolution* 31(2): 347 – 356.
- Chakraborty, R, Kamboh, MI, Nwankwo, M, & Ferrell, RE (1992) Caucasian Genes in American Blacks: New Data. *Am. J. Hum. Genet.* 50(1): 145 – 155.
- Chalmers, JNM, Ikin, EW, & Mourant, AE (1953) The ABO, MNS and RH Blood Groups of the Nigerians. *Ann. Eugen.* 18(1): 168 – 176.
- Chambers, GK (2006) Polynesian genetics and Austronesian prehistory. In: Simanjuntak, T, Pojoh, I, & Hisyam, M (ed.) *Austronesian Diaspora and the Ethnogenesis of People in Indonesian Archipelago*. Indonesian Institute of Sciences, Jakarta: 299 – 319.
- Chambers, GK, & Edinur, HA (2013) Genetic relationships between Malays and Maori. *Proceedings of the 3rd International Seminar: Malay, Maori and Pacific Language, Art and Culture*. Maori, 23 – 24 March 2012, New Zealand.

- Champness, LT, Bradley, MA, & Walsh, RJ (1963) A Study of the Tolai in New Britain. *Oceania* 34(1): 66 – 75.
- Champness, LT, Kooptzoff, O, & Walsh, RJ (1960) A Study of the Population near Aiome, New Guinea. *Oceania* 30(4): 294 – 304.
- Chandanayingyong, D, Stephens, HAF, Fan, L, Sirikong, M, Longta, P, Vangseratthana, R, Lekmak, S, Longta, K, Bejrachandra, S, & Rungruang, E (1994) HLA-DPB1 polymorphism in the Thais of Southeast Asia. *Hum. Immunol.* 40(1): 20 – 24.
- Chandler, JF (2006) Estimating Per-Locus Mutation Rates. *J. Gent. Geneal.* 2: 27 – 33.
- Chavent, M, Kuentz-Simonet, V, Labenne, A, & Saracco, J (2018) Clust-Geo: an R package for hierarchical clustering with spatial constraints. *Comput. Stat.* 33(4): 1799 – 1822.
- Chen, KH, Cann, H, Chen, TC, van West, B, & Cavalli-Sforza, L (1985) Genetic Markers of an Aboriginal Taiwanese Population. *Am. J. Phys. Anthropol.* 66(3): 327 – 337.
- Chen, S, Hong, W, Shao, H, Fu, Y, Liu, X, Chen, D, & Xu, A (2006) Allelic distribution of HLA class I genes in the Tibetan ethnic population of China. *Int. J. Immunogenet.* 33(6): 439 – 445.
- Chen, S, Li, W, Hu, Q, Liu, Z, Xu, Y, & Xu, A (2007b) Polymorphism of HLA class I genes in Meizhou Han population of Guangdong, China. *Int. J. Immunogenet.* 34(2): 131 – 136.
- Chen, S, Ren, X, Liu, Y, Hu, Q, Hong, W, & Xu, A (2007a) Human leukocyte antigen class I polymorphism in Miao, Bouyei, and Shui ethnic minorities of Guizhou, China. *Hum. Immunol.* 68(11): 928 – 933.
- Cheng, Baoweng, Tang, W, He, L, Dong, Y, Lu, J, Lei, Y, Yu, H, Zhang, J, & Xiao, C (2008) Genetic imprint of the Mongol: signal from phylogeographic analysis of mitochondrial DNA. *J. Hum. Genet.* 53(10): 905 – 913.
- Cheng, Y, Leow, WK, & Lim, TC (2012) Automatic Identification of Frankfurt Plane and Mid-Sagittal Plane of Skull. *IEEE Workshop on the Applications of Computer Vision (WACV)*, Breckenridge: 233 – 238.
- Chiaroni, J, King, RJ, & Underhill, PA (2008) Correlation of annual precipitation with human Y-chromosome diversity and the emergence of Neolithic agricultural and pastoral economies in the Fertile Crescent. *Antiquity* 82(316): 281 – 289.
- Chiaroni, J, Touinssi, M, Frassati, C, Degioanni, A, Gibert, M, Reviron, D, Mercier, P, & Boëtsch, G (2004) Genetic Characterization of the Population of Grande Comore Island (Njazidja) According to Major Blood Groups. *Hum. Biol.* 76(4): 527 – 541.
- Chown, B, & Lewis, M (1959) The Blood Group Genes of the Copper Eskimo. *Am. J. Phys. Anthropol.* 17(1): 13 – 18.
- Chown, B, & Lewis, M (1962) The Blood Groups and Secretor Status of Three Small Communities in Alaska. *Oceania* 32(3): 211 – 218.

- Chowning, A (1991) Sengseng. In: Hays, TE (ed.) *Encyclopedia of World Cultures*. Vol. 2: Oceania. GK Hall & Co., New York: 295 – 298.
- Clark, G (2004) Radiocarbon dates from the Ulong site in Palau and implications for Western Micronesian prehistory. *Archaeol. Ocean.* 39(1): 26 – 33.
- Clarkson, S, Smith, MA, Marwick, B, Fullagar, R, & Wallis, LA (2015) The archaeology, chronology and stratigraphy of Madjedbebe (Malakunanja II): a site northern Australia with early occupation. *J. Hum. Evol.* 83: 46 – 64.
- Coia, V, Destro-Bisol, G, Verginelli, F, Battaggia, C, Boschi, I, Cruciani, F, Spendini, G, Comas, D, & Calafell, F (2005) Brief Communication: mtDNA Variation in North Cameroon: Lack of Asian Lineages and Implications for Back Migration From Asia to Sub-Saharan Africa. *Am. J. Phys. Anthropol.* 128: 678 – 681.
- Collerson, KD, & Weisler, MI (2007) Stone Adze Compositions and the Extent of Ancient Polynesian Voyaging and Trade. *Science* 317(5846): 1907 – 1911.
- Comas, D, Calafell, F, Bendukidze, N, Fañanás, L, & Bertranpetit, J (2000) Georgian and Kurd mtDNA Sequence Analysis Shows a Lack of Correlation Between Language and Female Genetic Lineages. *Am. J. Phys. Anthropol.* 112(1): 5 – 16.
- Constantoulis, NC, & Paidoussis, M (1958) The Distribution of ABO, MNS and Rh Blood Groups in Greece. *Vox Sang.* 3(3): 145 – 154.
- Cooke, HJ, Brown, WRA, & Rappold, GA (1985) Hypervariable telomeric sequences from the human sex chromosomes are pseudo-autosomal. *Nature* 317(6039): 687 – 692.
- Cooling, L (2015) Blood Groups in Infection and Host Susceptibility. *Clin. Microbiol. Rev.* 8(3): 801 – 870.
- Corander, J, Waldmann, P, & Sillanpää, MJ (2003) Bayesian Analysis of Genetic Differentiation Between Populations. *Genetics* 163(1): 367 – 374.
- Corcoran, PA, Allen, FH, Allison, AC, & Blumberg, BS (1959) Blood Groups of Alaskan Eskimos and Indians. *Am. J. Phys. Anthropol.* 17(3): 187 – 193.
- Cortes, C, & Vapnik, V (1995) Support-Vector Networks. *Mach. Learn.* 20(3): 272 – 297.
- Cox, MP (2008) The genetic environment of Melanesia: clines, clusters and contact. In: Koven, VT (ed.) *Population Genetics Research Progress*. Nova Science Publisher, New York: 45 – 83.
- Cox, MP, Karafet, TM, Lansing, JS, Sudoyo, H, & Hammer, MF (2010) Autosomal and X-linked single nucleotide polymorphisms reveal a steep Asian-Melanesian ancestry cline in eastern Indonesia and a sex bias in admixture rates. *Proc. R. Soc. Lond. B* 277(1687): 1589 – 1596.

- Cox, MP, & Lahr, MM (2006) Y-chromosome diversity is inversely associated with language affiliation in paired Austronesian- and Papuan-speaking communities from Solomon Islands. *Am. J. Hum. Biol.* 18(1): 35 – 50.
- Cox, MP, Redd, AJ, Karafet, TM, Ponder, CA, Lansing, JS, Duoyo, H, & Hammer, MF (2007) A Polynesian Motif on the Y Chromosome: Population Structure in Remote Oceania. *Hum. Biol.* 79(5): 525 – 535.
- Craggs, EM, Kooptzoff, O, & Walsh, RJ (1958) The Blood Groups of the Kukukuku. *Oceania* 29(1): 67 – 70.
- Crawford, MH, Leyshon, WC, Brown, K, Lees, F, & Taylor, L (1974) Human Biology in Mexico. II. A comparison of Blood Group, Serum and Red Cell Enzyme Frequencies, and Genetic Distances of the Indian Population of Mexico. *Am. J. Phys. Anthropol.* 41(2): 251 – 268.
- Crosby, A (1988) Beqa: archaeology, structure and history in Fiji. Master thesis. Department of Anthropology, University of Auckland, Auckland.
- Csilléry, K, Blum, MGB, Gaggiotti, OE, & François, O (2010) Approximate Bayesian Computation (ABC) in practice. *Trends Ecol. Evol.* 25(7): 410 – 418.
- Cullen, A, & Frey, H (1999) Probabilistic Techniques in Exposure Assessment. Plenum Press, New York, London: 335 pp.
- Curat, M, Ray, N, & Excoffier, L (2004) SPLATCHE: a program to simulate genetic diversity taking into account environmental heterogeneity. *Mol. Ecol. Notes* 4(1): 139 – 142.
- d'Urville, J (1832) Sur les îles du Grand Océan. *Bull. Soc. Géogr. Paris* 17(105): 1 – 21.
- Darke, C, Guttridge, MG, Thompson, J, McNamara, S, Street, J, & Thomas, M (1998) HLA class I (A, B) and II (DR, DQ) Gene and Haplotype Frequencies in Blood Donors from Wales. *Exp. Clin. Immunogenet.* 15(2): 69 – 83.
- Darwin, C (1871) The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. Vol. I & II. Appleton & Co., New York: 409 & 436 pp.
- Daub, JT, Hofer, T, Cutivet, E, Dupanloup, I, Quintana-Murci, L, Robinson-Rechavi, M, & Excoffier, L (2013) Evidence for Polygenic Adaptation to Pathogens in the Human Genome. *Mol. Biol. Evol.* 30(7): 1544 – 1558.
- David, B, McNiven, IJ, Richards, T, Connaughton, SP, Leavesley, M, Barker, B, & Rowe, C (2011) Lapita sites in the Central Province of mainland Papua New Guinea. *World Archaeol.* 43(4): 576 – 593.
- Davidson, J, Hinds, E, Holdaway, S, & Leach, F (1990) The Lapita site of Natunuku, Fiji. *New Zealand Journal of Archaeology* 12: 121 – 155.
- Dawyndt, P, De Meyer, H, & De Bats, B (2005) The complete linkage clustering algorithm revisited. *Soft. Comput.* 9(5): 385 – 392.

- de Bakker, PIW, McVean, G, Sabeti, PC, Miretti, MM, Green, T, Marchini, J, Ke, X, Monsuur, AJ, Whittaker, P, Delgado, M, Morrison, J, Richardson, A, Walsh, EC, Gao, X, Galver, L, Hart, J, Hafler, DA, Pericak-Vance, M, Todd, JA, Daly, MJ, Trowsdale, J, Wijmenga, C, Vyse, TJ, Beck, S, Murray, SS, Carrington, M, Gregory, S, Deloukas, P, & Rioux, JD (2006) A high-resolution HLA and SNP haplotype map for disease association studies in the extended human MHC. *Nat. Genet.* 38(10): 1166 – 1172.
- de Pablo, R, García-Pacheco, JM, Vilches, C, Moreno, ME, Sanz, L, Rementería, MC, Puente, S, & Kreisler, M (1997) HLA class I and class II allele distribution in the Bubi population from the island of Bioko (Equatorial Guinea). *Tissue Antigens* 50(6): 593 – 601.
- de Vries, JL, & Nijenhuis, LE (1960) Blood Group Frequencies in New Guinea. I. The Sentani Papuans. *Am. J. Phys. Anthropol.* 18(2): 125 – 130.
- Debnath, M, & Chaudhuri, K (2006) HLA-A and HLA-B distribution in Toto - a vanishing sub-Himalayan tribe of India. *Tissue Antigens* 67(1): 64 – 65.
- Delaunay, B (1934) Sur la sphère vide. *Bull. Acad. Sci. USSR* 7: 793 – 800.
- Delfin, F, Myles, S, Choi, Y, Hughes, D, Illek, R, van Oven, M, Pakendorf, B, Kayser, M, & Stoneking, M (2011a) Bridging Near and Remote Oceania: mtDNA and NRY Variation in the Solomon Islands. *Mol. Biol. Evol.* 29(2): 545 – 564.
- Delfin, F, Salvador, JM, Calacal, GC, Perdigon, HB, Tabbada, KA, Villamor, LP, Halos, SC, Gunnarsdóttir, E, Myles, S, Hughes, DA, Xu, Sh, Jin, L, Lao, O, Kayser, M, Hurles, ME, Stoneking, M, & De Ungria, CA (2011b) The Y-chromosome landscape of the Philippines: extensive heterogeneity and varying genetic affinities of Negrito and non-Negrito groups. *Europ. J. Hum. Genet.* 19: 224 – 230.
- Dempster, AP, Laird, NM, & Rubin, DB (1977) Maximum Likelihood from Incomplete Data via the EM Algorithm. *J. Royal Stat. Soc. B* 39(1): 1 – 38.
- Denham, T, Ramsey, CB, & Specht, J (2012) Dating the appearance of Lapita pottery in the Bismarck Archipelago and its dispersal to Remote Oceania. *Archaeol. Ocean.* 47(1): 39 – 46.
- Dening, GM (1962) The Geographical Knowledge of the Polynesians and the Nature of Inter-Island Contact. In: Golson, J (ed.) *Polynesian Navigation. A Symposium on Andrew Sharp's Theory of Accidental Voyages.* Memoir No. 34. *J. Polynesian Soc.* 71: 102 – 131, 137 – 153.
- Derenko, MV, Grzybowski, T, Malyarchuk, BA, Dambueva, IK, Denisova, GA, Czarny, J, Dorzhu, CM, Kakpakov, VT, Miścicka-Śliwka, D, Woźniak, M, & Zakharov, IA (2003) Diversity of Mitochondrial

- DNA Lineages in South Siberia. *Ann. Hum. Genet.* 67(5): 391 – 411.
- Derricourt, R (2005) Getting "Out of Africa": Sea Crossings, Land Crossings and Culture in the Hominin Migrations. *J. World Prehist.* 19(2): 119 – 132.
- Deshpande, O, Batzoglou, S, Feldman, MW, & Cavalli-Sforza, LL (2009) A serial founder effect model for human settlement out of Africa. *Proc. R. Soc. London B* 276(1655): 291 – 300.
- Destro-Bisol, G, Coia, V, Boschi, I, Verginelli, F, Calia, A, Pascali, V, Spedini, G, & Calafell, F (2004a) The Analysis of Variation of mtDNA Hypervariable Region 1 Suggests That Eastern Pygmies Diverged before the Bantu Expansion. *Am. Natural.* 163(2): 212 – 226.
- Destro-Bisol, G, Donati, F, Coia, V, Boschi, I, Verginelli, F, Caglia, A, Tofanelli, S, Spedini, G, & Capelli, C (2004b) Variation of Female and Male Lineages in Sub-Saharan Populations: the Importance of Sociocultural Factors. *Mol. Biol. Evol.* 21(9): 1673 – 1682.
- Dhaliwal, JS, Shahnaz, M, Too, CL, Azrena, A, Maiselamah, L, Lee, YY, Irda, YA, & Salawati, M (2007) HLA-A, -B and -DR Allele and Haplotype Frequencies in Malays. *Asian Pac. J. Allergy Immunol.* 25(1): 47 – 51.
- Dhaliwal, JS, Wong, L, Kamaluddin, MA, Yin, LY, & Murad, S (2011) Susceptibility to aplastic anemia is associated with HLA-DRB1\*1501 in an aboriginal population in Sabah, Malaysia. *Hum. Immunol.* 72(10): 889 – 892.
- Diamond, JM (1988) Express train to Polynesia. *Nature* 336(6197): 307 – 308.
- Dickinson, WR, & Green, RC (1998) Geoarchaeological context of Holocene subsidence at the Ferry Berth Lapita site, Mulifanua, Upolu, Samoa. *Geoarchaeology* 13(3): 239 – 263.
- Dijkstra, EW (1959) A Note on Two Problems in Connexion with Graphs. *Numer. Math.* 1(1): 269 – 271.
- Diniz-Filho, JAF, Soares, TN, Lima, JS, Dobrovolski, R, Landeiro, VL, de Campos Telles, MP, Rangel, TF, & Bini, LM (2013) Mantel test in population genetics. *Genet. Mol. Biol.* 36(4): 475 – 485.
- Dobosz, AS, Rebała, K, Szczerkowska, Z, & Nedoszytko, B (2005) HLA-C locus alleles distribution in patients from northern Poland with psoriatic arthritis – preliminary report. *Int. J. Immunogenet.* 32(6): 389 – 391.
- Doebelin, TD, & Mohn, JF (1967) The Blood Groups of the Seneca Indians. *Am. J. Hum. Genet.* 19(6): 700 – 712.
- Donohue, M, & Denham, T (2010) Farming and Language in Island Southeast Asia. *Curr. Anthropol.* 51(2): 223 – 256.
- Douglas, R, & Staveley, JM (1959) The Blood Groups of Cook Islanders. *J. Polynesian Soc.* 68(1): 14 – 20.

- Douglas, R, Jacobs, J, Hoult, GE, & Staveley, JM (1962) Blood Groups, Serum, Genetic Factors and Hemoglobins in Western Solomon Islanders. *Transfusion* 2(6): 413 – 418.
- Douglas, R, Jacobs, J, McCarthy, DD, & Staveley, JM (1966) Blood Group, Serum Genetic Factors, and Hemoglobins in Cook Islanders. I. Atiu Island. *Transfusion* 6(4): 319 – 323.
- Dowell, MF, Booth, PB, & Walsh, RJ (1967) Blood Groups and Haemoglobin Values Amongst the Ewa Ge and Orokaiva People of the Northern District of Papua. *Archaeol. Phys. Anthropol. Oceania* 2(1): 47 – 56.
- Dulik, MC, Zhadanov, SI, Osipova, LP, Askapuli, A, Gau, L, Gokcumen, O, Rubinstein, S, & Schurr, TG (2012) Mitochondrial DNA and Y Chromosome Variation Provides Evidence for a Recent Common Ancestry between Native Americans and Indigenous Altaians. *Am. J. Hum. Genet.* 90(2): 229 – 246.
- Dunn, D, Kooptzoff, O, Price, AVG, & Walsh, RJ (1956) The Blood Groups of a Third Series of New Guinea Natives from Port Moresby. *Oceania* 27(1): 56 – 67.
- Dupanloup, I, Schneider, S, & Excoffier, L (2002) A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Mol. Ecol.* 11(12): 2571 – 2581.
- Edinur, HA, Zafarina, Z, Spínola, H, Nurhaslindawaty, AR, Panneerchelvam, S, & Norazmi, MN (2009) HLA polymorphism in six Malay subethnic groups in Malaysia. *Hum. Immunol.* 70(7): 518 – 526.
- Edinur, HA, Dunn, PPJ, Hammond, L, Selwyn, C, Brescia, P, Askar, M, Reville, P, Velickovic, ZM, Lea, RA, & Chambers, GK (2013) HLA and MICA polymorphism in Polynesians and New Zealand Maori: Implications for ancestry and health. *Hum. Immunol.* 74(9): 1119 – 1129.
- El Hassan, AM, Godber, MG, Kopeć, AC, Mourant, AE, Tills, D, & Lehmann, H (1968) The Hereditary Blood Factors of the Beja of the Sudan. *Man* 3(2): 272 – 283.
- Elbjeirami, WM, Abdel-Rahman, F, & Hussein, AA (2013) Probability of Finding an HLA-Matched Donor in Immediate and extended Families: The Jordanian Experience. *Biol. Blood Marrow Transplant.* 19(2): 221 – 226.
- Ellis, JM, Hoyer, RJ, Costello, CN, Mshana, RN, Quakyi, IA, Mshana, MN, Diaby, B, Traore, M, Johnson, AH, & Hurley, CK (2001) HLA-B allele frequencies in Côte d'Ivoire defined by direct DNA sequencing: identification of HLA-B\*1405, B\*4410, and B\*5302. *Tissue Antigens* 57(4): 339 – 343.
- Ellis, JM, Mack, SJ, Leke, RFG, Quakyi, I, Johnson, AH, & Hurley, CK (2000) Diversity is demonstrated in class I HLA-A and HLA-B alleles in Cameroon, Africa: description of HLA-A\*03012, \*2612,



- \*3006 and HLA-B\*1403, \*4016, \*4703. *Tissue Antigens* 56(4): 291 – 302.
- Ellis, W (1827) *Narrative of a Tour through Hawaii or Owhyhee*. 3rd Edition. H. Fisher, Son, and P. Jackson, London: 480 pp.
- Emory, KP (1942) Oceanian influence on American Indian culture. Nordenskiöld's view. *J. Polynesian Soc.* 51(2): 126 – 135.
- Erhardt, P (2017) *Automatisches Übertragen von Landmarken auf 3D-Scans von menschlichen Schädeln*. Masterarbeit. Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg, Erlangen: 48 pp.
- Everett, ET, Kao, KJ, & Scornik, JC (1987) Class I HLA Molecules on Human Erythrocytes. *Transplantation* 44(1): 123 – 128.
- Evseeva, I, Spurkland, A, Thorsby, E, Smerdel, A, Tranebjaerg, L, Boldyreva, M, Groudakova, E, Gouskova, I, & Alexeev, LL (2002) HLA profile of three ethnic groups living in the North-Western region of Russia. *Tissue Antigens* 59(1): 38 – 43.
- Ewins, R (1995) Proto-Polynesian art? The cliff paintings of Vatulele. *J. Polynesian Soc.* 104(1): 23 – 74.
- Excoffier, L, Smouse, PE, & Quattro, JM (1992) Analysis of Molecular Variance Inferred from Metric Distances among DNA Haplotypes: Application to Human Mitochondrial DNA Restriction Data. *Genetics* 131(2): 479 – 491.
- Facey, E (1991) Nguna. In: Hays, TE (ed.) *Encyclopedia of World Cultures*. Vol. 2: Oceania. GK Hall & Co., New York: 242 – 244.
- Fadhlaoui-Zid, K, Plaza, S, Amor, MB, Comas, D, & El gaaied, AB (2004) Mitochondrial DNA Heterogeneity in Tunisian Berbers. *Ann. Hum. Genet.* 68(3): 222 – 233.
- Falush, D, Stephens, M, & Pritchard, JK (2003) Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data: Linked Loci and Correlated Allele Frequencies. *Genetics* 164(4): 1567 – 1587.
- Farjadian, S, & Ghaderi, A (2007) HLA class II similarities in Iranian Kurds and Azeris. *Int. J. Immunogenet.* 34(6): 457 – 463.
- Fehren-Schmitz, L, Jarman, CL, Harkins, KM, Kayser, M, Popp, BN, & Skoglund, P (2017) Genetic Ancestry of Rapanui before and after European Contact. *Curr. Bio.* 27(20): 3209 – 3215.
- Felgate, M (2001) A Roviana ceramic sequence: work in progress. In: Clark, GR, Anderson, AJ, & Vunidilo, T (ed.) *The Archaeology of Lapita Dispersal in Oceania*. *Terra Australis* 17: 39 – 60.
- Felgate, M (2007) Leap-frogging or Limping? Recent evidence from the Lapita Littoral Fringe, New Georgia, Solomon Islands. In: Bedford, S, Sand, C, & Connaughton, SP (ed.) *Oceanic Explorations: Lapita and Western Pacific Settlement*. *Terra Australis* 26: 123 – 140.
- Felsenstein, J (2003) *Inferring Phylogenies*. Sinauer, Oxford: 580 pp.
- Ferembach, D, Schwidetzky, I, & Stloukal, M (1979) Empfehlungen für die Alters- und Geschlechtsdiagnose am Skelett. (Recommandations pour déterminer l'âge et le sexe sur le squelette.) *Homo* 30(2): 1 – 32.

- Fernandes, DM, Sirak, KA, Ringbauer, H, Sedig, J, Rohland, N, Cheronet, O, Mah, M, Mallick, S, Olalde, I, Culleton, BJ, Adamski, N, Bernardos, R, Bravo, G, Broomandkhoshbacht, N, Callan, K, Candilio, F, Demetz, L, Arlson, KSD, Eccles, L, Freilich, S, Lawson, AM, Mandl, K, marzaoli, F, Oppenheimer, J, Özdoğan, KT, Schattke, C, Schmidt, R, Stewardson, K, Terrasi, F, Zalzal, F, Antúnez, CA, Canosa, EV, Colten, R, Cucina, A, Genchi, F, Kraan, C, La Pastina, F, Lucci, M, Maggiolo, MV, Marcheco-Teruel, B, Maria, CT, Martinez, C, Paris, I, Pateman, M, Simms, T, Sivoli, CG, Vilar, M, Kennett, DJ, Keegan, WF, Coppa, A, Lipson, M, Pinhasi, R, & Reich, D (2020) A genetic history of the pre-contact Carribean. *Nature* 690(3570): 1 – 8.
- Fernández-Santander, A, Kandil, M, Luna, F, Esteban, E, Giménez, F, Zaoui, D, & Moral, P (1999) Genetic Relationships Between Southeastern Spain and Morocco: New Data on ABO, RH, MNSs, and DUFFY Polymorphisms. *Am. J. Hum. Biol.* 11(6): 745 – 752.
- Ferrell, RE, Bertin, T, Young, R, Barton, SA, Murillo, F, & Schull, WJ (1978) The Aymara of Western Bolivia. IV. Gene Frequencies for Eight Blood Groups and 19 Protein and Erythrocyte Enzyme Systems. *Am. J. Hum. Genet.* 30(5): 539 – 549.
- Fick, SE, & Hijmans, RJ (2017) WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 37(12): 302 – 4315.
- Fisher, RA (1936) The use of multiple measurements in taxonomic problems. *Ann. Eugen.* 7(2): 179 – 188.
- Flegel, WA (2007a) The genetics of the Rhesus blood group system. *Blood Transfus.* 5(2): 50 – 57.
- Flegel, WA (2007b) Genetik des Rhesus-Blutgruppensystems. *Dtsch. Arztebl.* 104(10): A651 – A657.
- Flint, J, Hill, AVS, Bowden, DK, Oppenheimer, SJ, Sill, PR, Serjeantson, SW, Bana-Koiri, J, Bhatia, K, Alpers, MP, Boyce, AJ, Weatherall, DJ, & Clegg, JB (1986) High frequencies of  $\alpha$ -thalassaemia are the result of natural selection by malaria. *Nature* 321(6072): 744 – 750.
- Ford, LR (1956) *Network Flow Theory*. The Rand Corp, Santa Monica: P-923.
- Fornander, SP (1878) *An Account of the Polynesian Race*. Vol. I. Trübner & Co., London: 247 pp.
- Forster, P, Harding, R, Torroni, A, & Bandelt, HJ (1996) Origin and Evolution of Native American mtDNA Variation: A Reappraisal. *Am. J. Hum. Genet.* 59(4): 935 – 945.
- Fort, M, de Stefano, GF, Cambon-Thomsen, A, Giraldo-Alvarez, P, Dugoujon, JM, Ohayon, E, Scano, G, & Abbai, M (1998) HLA class II allele and haplotype frequencies in Ethiopian Amhara and Oromo populations. *Tissue Antigens* 51(4): 327 – 336.

- Fox, JJ (1972) Sikanese. In: LeBar, FM (ed.) *Ethnic Groups of Insular Southeast Asia*. Vol. 1: Indonesia, Andaman Islands, and Madagascar. HRAF Press, New Haven: 88 – 90.
- Frantz, S, Rohr, K, Stiehl, HS, Kim, SI, & Weese, J (1999) Validating Point-based MR/CT Registration Based on Semi-automatic Landmark Extraction. In: Lemke, HU, Vannier, MW, Inamura, K, & Farman, AG (ed.) *Proc. Computer Assisted Radiology and Surgery*. Elsevier Science, Amsterdam: 233 – 237.
- Fraser, GR, Giblett, ER, Lee, TC, & Motulsky, AG (1965) Blood and Serum Groups in Taiwan. *J. Med. Genet.* 2(1): 21 – 23.
- Friedlaender, JS (1971) The Population Structure of South-Central Bougainville. *Am. J. Phys. Anthropol.* 35(1): 13 – 25.
- Friedlaender, JS, Friedlaender, FR, Hodgson, JA, Stoltz, M, Koki, G, Horvat, G, Zhadanov, S, Schurr, TG, & Merriwether, DA (2007) Melanesian mtDNA Complexity. *PLoS One* 2(2): e248.
- Friedlaender, JS, Friedlaender, FR, Reed, FA, Kidd, KK, Kidd, JR, Chambers, GK, Lea, RA, Loo, JH, Koki, G, Hodgson, JA, Merriwether, DA, & Weber, JL (2008) The Genetic Structure of Pacific Islanders. *PLoS Genet.* 4(1): e19.
- Friedlaender, JS, Schurr, T, Gentz, F, Koki, G, Friedlaender, F, Horvat, G, Babb, P, Cerchio, S, Kaestle, F, Schanfield, M, Dekka, R, Yanagihara, R, & Merriwether, DA (2005) Expanding Southwest Pacific Mitochondrial Haplogroups P and Q. *Mol. Biol. Evol.* 22(6): 1506 – 1517.
- Friess, M (2010) Calvarial shape variation among Middle Pleistocene hominins: An application of surface scanning in palaeoanthropology. *Comptes Rendus Palévol.* 9(6 – 7): 435 – 443.
- Frimigacci, D (1975) *La préhistoire néo-calédonienne*. Dissertation. Paris University, Paris.
- Frimigacci, D, & Siorat, JP (1988) L'îlot Vert site archéologique des périodes Koné et Naïa de Nouvelle-Calédonie. *J. Soc. Océan.* 86(1): 3 – 20.
- Fu, Y, Liu, Z, Lin, J, Jia, Z, Chen, W, Pan, D, Liu, Y, Zhu, Y, Chen, R, & Xu, A (2003) HLA-DRB1, DQB1 and DPB1 polymorphism in the Naxi ethnic group of South-western China. *Tissue Antigens* 61(2): 179 – 183.
- Fumagalli, M, Sironi, M, Pozzoli, U, Ferrer-Admettla, A, Pattini, L, & Nielsen, R (2011) Signatures of Environmental Genetic Adaptation Pinpoint Pathogens as the Main Selective Pressure through Human Evolution. *PloS Genet.* 7(11): e1002355.
- Gajdusek, DC, Leyshon, WC, Kirk, RL, Blake, NM, Keats, B, & McDermid, EM (1978) Genetic Differentiation among Populations in Western New Guinea. *Am. J. Phys. Anthropol.* 48(1): 47 – 63.
- Galgani, A, Mancino, G, Martínez-Labarga, C, Cicconi, R, Mattei, M, Amicosante, M, Bonanno, CT, di Sano, C, Gimil, GS, Salemo, A, Colizzi, V, & Montesano, C (2013) HLA-A, -B, and -DRB1

- allele frequencies in Cyrenaica population (Libya) and genetic relationships with other populations. *Hum. Immunol.* 74(1): 52 – 59.
- Galipaud, JC (1988) La poterie préhistorique néo-calédonienne et ses implications dans l'étude du processus de peuplement du Pacifique occidental. Dissertation. Paris I University, Paris.
- Galipaud, JC (1998) The Lapita site of Atanoasao Malo, Vanuatu. Field report No. 8. ORSTOM, Port Vila: 31.
- Galipaud, JC (2001) Survey of Prehistoric Sites in Aore. Preliminary assessment. Unpublished report to Vanuatu Cultural Centre 2.
- Galipaud, JC, & Kelley, MCS (2007) Makué (Aore Island, Santo, Vanuatu): A new Lapita site in the ambit of New Britain obsidian distribution. In: Bedford, S, Sand, C, & Connaughton, SP (ed.) *Oceanic Explorations: Lapita and Western Pacific Settlement*. *Terra Australis* 26: 151 – 162.
- Galipaud, JC, & Vienne, B (2005) Chronologie du peuplement et réseaux d'échanges dans le nord du Vanuatu, Mission Santo 2005. Rapport préliminaire. IRD, Nouméa.
- Galland, M, & Friess, M (2016) A three-dimensional geometric morphometrics view of the cranial shape variation and population history in the New World. *Am. J. Hum. Biol.* 28(5): 646 – 661.
- Gao, X, Bhatia, K, Trent, RJ, & Serjeantson, SW (1992b) HLA-DR, DQ nucleotide sequence polymorphisms in five Melanesian populations. *Tissue Antigens* 40(1). 31 – 37.
- Gao, X, Zimmet, P, & Serjeantson, SW (1992a) HLA-DR, DQ sequence polymorphisms in Polynesians, Micronesians, and Javanese. *Hum. Immunol.* 34(3): 153 – 161.
- García-Ortiz, JE, Sandoval-Ramírez, L, Rangel-Villalobos, H, Maldonado-Torres, H, Cox, S, García-Sepúlveda, CA, Figuera, LE, Marsh, SGE, Little, AM, Madrigal, JA, Moscoso, J, Arnaiz-Villena, A, & Argüello, JR (2006) High-resolution molecular characterization of the HLA class I and class II in the Tarahumara Amerindian population. *Tissue Antigens* 68(2): 135 – 146.
- Garling, S (2003) Tanga Takes to the Stage: Another modal 'Transitional Site'? New Evidence and a contribution to the Incised and Applied Relief Tradition in New Ireland. In: Sand, C (ed.) *Pacific Archaeology: assessments and prospects*. Nouméa: Les Cahiers de l'archaéologie end Nouvelle-Calédonie 15: 213 – 233.
- George, W (1981) Wallace and his line. In: Whitmore, TC (ed.) *Wallace's Line and Plate Tectonics*. Oxford University Press, Oxford: 3 – 8.
- Gifford, E, & Shutler, R (1956) Archaeological excavations in New Caledonia. *Anthropological Records* 18(1). University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Giles, E, Ogan, E, Walsh, RJ, & Bradley, MA (1966) Blood Group Genetics of Natives of the Morobe District and Bougainville, Territory

- of New Guinea. *Archaeol. Phys. Anthropol. Oceania* 1(2): 135 – 154.
- Giles, E, Wyber, S, & Walsh, RJ (1970) Microevolution in New Guinea: Additional Evidence for Genetic Drift. *Archaeol. Phys. Anthropol. Oceania* 5(1): 60 – 72.
- Glasgow, BG, Goodwin, MJ, Jackson, F, Kopeć, AC, Lehmann, H, Mourant, AE, Tills, D, Turner, RWD, & Ward, MP (1968) The Blood Groups, Serum Groups and Haemoglobins of the Inhabitants of Lunana and Thimbu, Bhutan. *Vox Sang.* 14(1): 31 – 42.
- Golson, J (1961) Report on New Zealand, Western Polynesia, New Caledonia, and Fiji. *Asian Perspect.* 5(2): 166 – 180.
- Golson, J (1971) Both Sides of the Wallace Line: Australia, New Guinea and Asian Prehistory. *Archaeol. Phys. Anthropol. Oceania* 6(2): 124 – 144.
- Golson, J (1992) The ceramic sequence from Lasigi. In: Galipaud, JC (ed.) *Poterie Lapita et Peuplement*. ORSTOM, Noumea: 155 – 168.
- Gomes, SM, van Oven, M, Souto, L, Morreira, H, Brauer, S, Bodner, M, Zimmermann, B, Huber, G, Strobl, C, Röck, AW, Côté-Real, F, Parson, W, & Kayser, M (2017) Lack of gene-language correlation due to reciprocal female but directional male admixture in Austronesians and non-Austronesians of East Timor. *Eur. J. Hum. Genet.* 25(2): 246 – 252.
- Gómez-Casado, E, del Moral, P, Martínez-Laso, J, García-Gómez, A, Allende, L, Silvera-Redondo, C, Longas, J, González-Hevilla, M, Kandil, M, & Zamora, J (2000) HLA genes in Arabic-speaking Moroccans: close relatedness to Berbers and Iberians. *Tissue Antigens* 55(3): 239 – 249.
- González, AM, Brehm, A, Pérez, JA, Maca-Meyer, N, Flores, C, & Cabrera, VM (2003) Mitochondrial DNA Affinities at the Atlantic Fringe of Europe. *Am. J. Phys. Anthropol.* 120(4): 391 – 404.
- González-Galarza, FF, Takeshita, LYC, Santos, JM, Kempson, F, Maia, MHT, da Silva, ALS, e Silva, ALT, Ghattaoraya, GS, Alfirevic, A, Jones, AR, & Middleton, D (2015) Allele frequency net 2015 update: new features for HLA epitopes, KIR and disease and HLA adverse drug reaction associations. *Nucleic Acids Res.* 43(D1): D784 – D788.
- Graham, MH (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84(11): 2809 – 2815.
- Grahovac, B, Sukernik, RI, O'hUigin, , Zaleska-Rutczynska, Z, Blagitzko, N, Raldugina, O, Kosutic, T, Satta, Y, Figueroa, F, Takahata, N, & Klein, J (1998) Polymorphism of the HLA class II loci in Siberian populations. *Hum. Genet.* 102(1): 27 – 43.
- Gray, RD, & Jordan, FM (2000) Language trees support the express-train sequence of Austronesian expansion. *Nature* 405(6790): 1052 – 1055.

- Gray, RD, Drummond, AJ, & Greenhill, SJ (2009) Language Phylogenies Reveal Expansion Pulses and Pauses in Pacific Settlement. *Science* 323(5913): 479 – 483.
- Graydon, JJ, Semple, NM, Simmons, RT, & Franken, S (1958) Blood Groups in Pygmies of the Wissellakes in Netherlands New Guinea. *Am. J. Phys. Anthropol.* 16(2): 149 – 171.
- Graydon, JJ, Simmons, RT, Semple, NM, Clapham, LJ, & Wallace, EH (1952) Blood Genetics of Various Populations in Borneo. *Med. J. Australia* 1(21): 694 – 702.
- Green, RC (1963) A Suggested Revision of the Fijian Sequence. *J. Polynesian Soc.* 72(3): 235 – 253.
- Green, RC (1967) The immediate origins of the Polynesians. In: Emory, KP, Highland, G, Force, R, Kelly, M, & Sinoto, Y (ed.) *Polynesian Culture History*. B. P. Bishop Mus. Spec. Pub. 56: 45 – 101.
- Green, RC (1976) Lapita sites in the Santa Cruz group. In: Green, RC, & Cresswell, M (ed.) *Southeast Solomon Islands Cultural History: A preliminary survey*. Royal Society of New Zealand Bulletin 11: 245 – 265.
- Green, RC (1991a) Near and Remote Oceania – Disestablishing “Melanesia” in Culture History. In: Pawley, A (ed.) *Man and a Half: Essays in Pacific Anthropology and Ethnobiology in Honour of Ralph Bulmer*: 491 – 502.
- Green, RC (1991b) A Reappraisal of the Dating for some Lapita Sites in the Reef/Santa Cruz Group of the Southeast Solomons. *J. Polynesian Soc.* 100(2): 197 – 208.
- Green, RC (1999) Integrating historical linguistics with archaeology: Insights from research in Remote Oceania. *Bull. Indo-Pac. Prehist. Ass.* 18: 3 – 16.
- Green, RC, & Anson, D (1991) The Reber-Rakival Lapita site on Watom. Implications of the 1985 excavations at the SAC and SDI localities. In: Allen, J, & Gosden, C (ed.) *The Report of the Lapita Homeland Project*. Occasional Papers in Prehistory 20: 170 – 181.
- Green, RC, & Anson, D (2000) Excavations at Kainapirina (SAC), Watom Island, Papua New Guinea. *New Zealand Journal of Archaeology* 20: 29 – 94.
- Greenhill, SJ (2015) TransNewGuinea.org: An Online Database of New Guinea Languages. *PLoS One* 10(10): e0141563.
- Greenhill, SJ, Blust, R, & Gray, RD (2008) The Austronesian Basic Vocabulary Database: From Bioinformatics to Lexomics. *Evol. Bioinform.* 4: 271 – 283.
- Gross, F (2019) Occam’s Razor in Molecular and Systems Biology. *Philos. Sci.* 86(5): 1134 – 1145.
- Groucutt, HS, Grün, R, Zalmout, ISA, Drake, NA, Armitage, SJ, Candy, I, Clar-Wilson, R, Louys, J, Breeze, PS, Duval, M, Buch, LT, Kivell, TL, Pomeroy, E, Stephens, NB, Stock, JT, Stewart, M, Price, GJ, Kinsley, L, Sung, WW, Alsharekh, A, Al-Omari, A, Zahir, M,

- Memesh, AM, Abdushakoor, AJ, Al-Masari, AM, Bahameem, AA, Al Murayyi, KSM, Zahrani, B, Scerri, EML, & Petraglia, MD (2018) *Homo sapiens* in Arabia by 85,000 years ago. *Nat. Ecol. Evol.* 2: 800 – 809.
- Groves, M, Price, AVG, Walsh, RJ, & Kooptzoff, O (1958) Blood Groups of the Motu Koita Peoples. *Oceania* 28(3): 222 – 238.
- Guenounou, BA, Lueslati, BY, Buhler, S, Hmida, S, Ennafaa, H, Khodjet-Elkhil, H, Moojat, N, Dridi, A, Boukef, K, Elgaaied, ABA, & Sanchez-Mazas, A (2006) HLA class II genetic diversity in southern Tunisia and the Mediterranean area. *Int. J. Immunogenet.* 33(2): 93 – 103.
- Guerreiro, AJ (1993) Modang. In: Hockings, P (ed.) *Encyclopedia of World Cultures*. Vol. 5: East and Southeast Asia. GK Hall & Co., New York: 185 – 187.
- Guglielmino-Matessi, CR, Gluckman, P, & Cavalli-Sforza, LL (1979) Climate and the Evolution of Skull Metrics in Man. *Am. J. Phys. Anthropol.* 50(4): 549 – 564.
- Gunnarsdóttir, ED, Li, M, Bauchet, M, Finstermeier, K, & Stoneking, M (2011) High-throughput sequencing of complete human mtDNA genomes from the Philippines. *Genome Res.* 21: 1 – 11.
- Gunnarsdóttir, ED, Nandineni, MR, Li, M, Myles, S, Gil, D, Pakendorf, B, & Stoneking, M (2010) Larger mitochondrial DNA than Y-chromosome differences between matrilineal and patrilineal groups from Sumatra. *Nat. Commun.* 2(1): 228.
- Guillot, G, & Rousset, F (2013) Dismantling the Mantel tests. *Methods. Ecol. Evol.* 4(4): 336 – 344.
- Hage, P (1998) Was Proto-Oceanic Society Matrilineal? *J. Polynesian Soc.* 107(4): 365 – 379.
- Hage, P, & Marck, J (2003) Matrilineality and the Melanesian Origin of Polynesian Y Chromosomes. *Curr. Anthropol.* 44(55): S121 – S127.
- Hagelberg, E (1997) Ancient and modern mitochondrial DNA sequences and the colonization of the Pacific. *Electrophoresis* 18(9): 1529 – 1533.
- Hagelberg, E, & Clegg, JB (1993) Genetic polymorphisms in prehistoric Pacific islanders determined by analysis of ancient bone DNA. *Proc. R. Soc. Lond. B* 252(1334): 163 – 170.
- Hagelberg, E, Kayser, M, Nagy, M, Roewer, L, Zimdahl, H, Krawczak, Lió, P, & Schiefenhövel, W (1999) Molecular genetic evidence for the human settlement of the Pacific: analysis of mitochondrial, Y chromosome and HLA markers. *Proc. R. Soc. London B* 354(1379): 141 – 152.
- Hagstrom, GI, Hang, DH, Ofria, C, & Tong, E (2004) Using Avida to Test the Effects of Natural Selection on Phylogenetic Reconstruction Methods. *Artif. Life* 10(2): 157 – 166.

- Hainline, J, Clark, P, & Walsh, RJ (1969) ABO, Rh and MNS Blood Typing Results and Other Biochemical Traits in the People of the Yap Islands. *Archaeol. Phys. Anthropol. Oceania* 4(1): 64 – 71.
- Hajjej, A, Kâabi, H, Sellami, MH, Dridi, A, Jeridi, A, El Borgi, W, Cherif, G, Elgaâid, A, Almawi, WY, Boukef, K, & Hmida, S (2006) The contribution of HLA class I and II alleles and haplotypes to the investigation of the evolutionary history of Tunisians. *Tissue Antigens* 68(2): 153 – 162.
- Hammer, MF, Karafet, TM, Park, H, Omoto, K, Harihara, S, Stoneking, M, & Horai, S (2006) Dual origins of the Japanese: common ground for hunter-gatherer and farmer Y chromosomes. *J. Hum. Genet.* 51(1): 47 – 58.
- Hammer, MF, Mendez, FL, Cox, MP, Woerner, AE, & Wall, JD (2008) Sex-Biased Evolutionary Forces Shape Genomic Patterns of Human Diversity. *PLoS Genet.* 4(9): e1000202.
- Hancock, AM, Witonsky, DB, Gordon, AS, Eshel, G, Pritchard, JK, Coop, G, & Di Rienzo, A (2008) Adaptations to Climate in Candidate Genes for Common Metabolic Disorders. *PloS Genet.* 4(2): e32.
- Handley, LJL, Manica, A, Goudet, J, & Balloux, F (2007) Going the distance: human population genetics in a clinal world. *Trends Genet.* 23(9): 432 – 439.
- Handy, ESC, & Pukui, MK (1951) The Polynesian Family System in Kau-u, Hawai'i. IV. The Kinship System. *J. Polynesian Soc.* 60(4): 187 – 222.
- Hang, D, Ofria, C, Schmidt, TM, & Tong, E (2003) The Effect of Natural Selection on Phylogeny Reconstruction Algorithms. In: Cantú-Paz, E (ed.): *Genetic and Evolutionary Computation Conference 2003*. Springer, Berlin: 13 – 24.
- Hanihara, T (1993) Population Prehistory of East Asia and the Pacific as Viewed From Craniofacial Morphology: The Basic Populations in East Asia, VII. *Am. J. Phys. Anthropol.* 91(2): 173 – 187.
- Hanihara, T (1994) Craniofacial continuity and discontinuity of Far Easterners in the Late Pleistocene and Holocene. *J. Hum. Evol.* 27(5): 417 – 441.
- Harbo, HF, Riccio, ME, Lorentzen, ÅR, Utsi, E, Myhr, KM, Mellgren, SI, Flåm, ST, Thorsby, E, Sanchez-Mazas, A, & Lie, BA (2010) Norwegian Sami differs significantly from other Norwegians according to their HLA profile. *Tissue Antigens* 75(3): 207 – 217.
- Hardy, OJ, & Vekemans, X (1999) Isolation by distance in a continuous population: reconciliation between spatial autocorrelation analysis and population genetics models. *Heredity.* 83(2): 145 – 154.
- Harpending, H, & Rogers, A (2000) Genetic Perspectives on Human Origins and Differentiation. *Annu. Rev. Genomics Hum. Genet.* 1(1): 361 – 385.



- Hartl, DL, & Clark, AG (1997) *Principles of Population Genetics*. Third Edition. Sinauer Associates, Sunderland: 542 pp.
- Harvati, K, & Weaver, TD (2006) Human Cranial Anatomy and the Differential Preservation of Population History and Climate Signatures. *Anat. Rec.* 288A(12): 1225 – 1233.
- Harvey, RG, Tills, D, Warlow, A, Kopeć, AC, Domaniewska-Sobczak, K, Suter, D, & Lord, JM (1983) Genetic Affinities of the Balts: A Study of Blood Groups, Serum Proteins and Enzymes of Lithuanians in the United Kingdom. *Man* 18(3): 535 – 552.
- Hastings, DA, & Dunbar, PK (1998) Development & Assessment of the Global Land One-km Base Elevation Digital Elevation Model (GLOBE). In: Fritsch, D, Englich, M, & Sester (ed.) *IAPRS. ISPRS Commission IV Symposium on GIS - Between Visions and Applications* 32(4): 218 – 221.
- Hastings, DA, Dunbar, PK, Elphinstone, GM, Bootz, M, Murakami, H, Maruyama, H, Masaharu, H, Holland, P, Payne, J, Bryant, NA, Logal, TL, Muller, JP, Schreier, G, & MacDonald, JS (1999) The Global Land One-kilometer Base Elevation (GLOBE) Digital Elevation Model. National Oceanic and Atmospheric Administration, National Geophysical Data Center 325: 80305 – 83328.
- Headland, TN (1993) *Agta*. In: Hockings, P (ed.) *Encyclopedia of World Cultures*. Vol. 5: East and Southeast Asia. GK Hall & Co., New York: 4 – 6.
- Henn, BM, Gignoux, CR, Jobin, M, Granka, JM, Macpherson, JM, Kidd, JM, Rodriguez-Botigué, L, Ramachandran, S, Hon, L, Brisbin, A, Lin, AA, Underhill, PA, Comas, D, Kidd, KK, Norman, PJ, Parham, P, Bustamante, CD, Mountain, JL, & Feldman, MW (2011) Hunter-gatherer genomic diversity suggests a southern African origin for modern humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 108(13): 5154 – 5162.
- Hertzberg, M, Mickleson, NP, Serjeantson, SW, Prior, JF, & Trent, RJ (1989) An Asian-specific 9-bp Deletion of Mitochondrial DNA Is Frequently Found in Polynesians. *Am. J. Hum. Genet.* 44(4): 504 – 510.
- Heyerdahl, T (1950) *Voyage of the Raft Kon-Tiki*. *Geograph. J.* 115(1-3): 20 – 41.
- Heyerdahl, T (1952) *American Indians in the Pacific: The Theory behind the Kon Tiki Expedition*. Allen & Unwin, London.
- Heyerdahl, T, Sandweiss, D, & Narváez, A (1995) *Pyramids of Túcume: The quest for Peru's forgotten city*. Thames and Hudson, London.
- Hildebolt, CF, & Vannier, MW (1988) Three-Dimensional Measurement Accuracy of Skull Surface Landmarks. *Am. J. Phys. Anthropol.* 76(4): 497 – 503.
- Hill, AVS, Bowden, DK, Trent, RJ, Higgs, DR, Oppenheimer, SJ, Thein, SL, Mickleson, KNP, Weatherall, DJ, & Clegg, JB (1985) *Melane-*

- sians and Polynesians Share a Unique  $\alpha$ -Thalassemia Mutation. *Am. J. Hum. Genet.* 37(3): 571 – 580.
- Hill, AVS, Elvin, J, Willis, AC, Aidoo, M, Allsopp, CEM, Gotch, FM, Gao, XM, Takiguchi, M, Greenwood, BM, Townsend, ARM, McMichael, AJ, & Whittle, HC (1992) Molecular analysis of the association of HLA-B53 and resistance to severe malaria. *Nature* 360(6403): 434 – 439.
- Hill, AVS, Gentile, B, Bonnardot, JM, Roux, J, Weatherall, DJ, & Clegg, JB (1987) Polynesian Origins and Affinities: Globin Gene Variants in Eastern Polynesia. *Am. J. Hum. Genet.* 40(5): 453 – 463.
- Hill, C, Soares, P, Mormina, M, Macaulay, V, Clarke, D, Blumbach, PB, Vizuite-Forster, M, Forster, P, Bulbeck, D, Oppenheimer, S, & Richards, M (2007) A Mitochondrial Stratigraphy for Island Southeast Asia. *Am. J. Hum. Genet.* 80(1): 29 – 43.
- Hoa, L, & Du, R (1993) The Distribution of Red Cell Blood Groups in Hakkas. *Acta Anthropol. Sinica* 12: 255 – 263.
- Hollenbach, JA, Thomson, G, Cao, K, Fernandez-Vina, M, Erlich, HA, Bugawan, TL, Winkler, C, Winter, M, Klitz, W (2001) HLA diversity, differentiation, and haplotype evolution in Mesoamerican Natives. *Hum. Immunol.* 62(4): 378 – 390.
- Hong, W, Chen, S, Shao, H, Fu, Y, Hu, Z, & Xu, A (2007) HLA class I Polymorphism in Mongolian and Hui Ethnic Groups from Northern China. *Hum. Immunol.* 68(5): 439 – 448.
- Houghton, P (1977) Rocker jaws. *Am. J. Phys. Anthropol.* 47(3): 365 – 369.
- Houghton, P (1991) The early human biology of the Pacific: Some considerations. *J. Polynesian Soc.* 100(2): 167 – 196.
- Howard, A (1967) Polynesian Origins and Migrations. A Review of Two Centuries of Speculation and Theory. In: Emory, KP, Highland, G, Force, R, Kelly, M, & Sinoto, Y (ed.) *Polynesian Culture History*. B. P. Bishop Mus. Spec. Pub. 56: 45 – 101.
- Howells, WW (1973) Cranial variation in man: a study by multivariate analysis of patterns of difference among recent human populations. *Papers of the Peabody Museums of Archaeology and Ethnology* 67. Harvard University, Cambridge: 259 pp.
- Howells, WW (1976) Physical variation and history in Melanesia and Australia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 45(3): 641 – 649.
- Howells, WW (1979) Physical anthropology. In: Jennings, JD (ed.) *The Prehistory of Polynesia*: 271 – 285.
- Howells, WW (1995) Who's Who in Skulls: Ethnic Identification of Crania from Measurements. *Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology* 82. Harvard University, Cambridge: 108 pp.
- Hristova-Dimceva, A, Verduijn, W, Schipper, RF, & Schreuder, GMT (2000) HLA-DRB and -DQB1 polymorphism in the Macedonian population. *Tissue Antigens* 55(1): 53 – 56.

- Hu, W, Tang, L, Wang, J, Wang, B, Li, S, Yu, H, Tang, W, Li, H, Tan, S, Shou, W, Xiao, C (2008) Polymorphism of HLA-DRB1, -DQB1 and -DPB1 genes in Bai ethnic group in southwestern China. *Tissue Antigens* 72(5): 474 – 477.
- Hudjashov, G, Karafet, TM, Lawson, DJ, Downey, S, Savina, O, Sudoyo, H, Lansing, JS, Hammer, MF, & Cox, MP (2017) Complex Patterns of Admixture across the Indonesian Archipelago. *Mol. Biol. Evol.* 34(10): 2439 – 2452.
- Hudjashov, G, Endicott, P, Post, H, Nagle, N, Ho, SYW, Lawson, DJ, Reidla, M, Karmin, M, Rootsi, S, Metspalu, E, Saag, L, Villems, R, Cox, MP, Mitchell, RJ, Garcia-Bertrand, RL, Metspalu, M, & Herrera, RJ (2018) Investigating the origins of eastern Polynesians using genome-wide data from the Leeward Society Isles. *Sci. Rep.* 8(1): 1 – 12.
- Hung, HC, Carson, MT, Bellwood, P, Campos, FZ, Piper, PJ, Dizon, E, Bolunia, MJLA, Oxenham, M, & Chi, Z (2011) The first settlement of Remote Oceania: the Philippines to the Marianas. *Antiquity* 85(329): 909 – 926.
- Hunley, K, Dunn, M, Lindström, E, Reesink, G, Terrill, A, Healy, ME, Koki, G, Friedlaender, FR, & Friedlaender, JS (2008) Genetic and Linguistic Coevolution in Northern Island Melanesia. *PLoS Genet.* 4(10): e1000239.
- Hunt, TL (1980) Towards Fiji's past; archaeological research on southwestern Viti Levu. Master thesis. University of Auckland, Auckland.
- Hunt, TL, Aronson, KF, Cochrane, EE, Field, JS, Humphrey, L, & Rieth, TM (1999) A preliminary report on archaeological research in the Yasawa Islands, Fiji. *Domodomo* 12(2): 5 – 43.
- Hurles, ME, Matisoo-Smith, E, Gray, RD, & Penny, D (2003) Untangling Oceanic settlement: the edge of the knowable. *Trends Ecol. Evol.* 18(10): 531 – 540.
- Hurles, ME, Nicholson, J, Bosch, E, Renfrew, C, Sykes, BC, & Jobling, MA (2002) Y Chromosomal Evidence for the Origins of Oceanic-Speaking Peoples. *Genetics* 160(1): 289 – 303.
- Hurles, ME, Sykes, BC, Jobling, MA, & Forster, P (2005) The Dual Origin of the Malagasy in Island Southeast Asia and East Africa. Evidence from Maternal and Paternal Lineages. *Am. J. Hum. Genet.* 76: 894 – 901.
- Ikin, EW, & Mourant, AE (1962) A Survey of Some Genetical Characters in Ethiopian tribes. V. The Blood Groups of the Tigre, Billen, Amhara and Other Ethiopian Populations. *Am. J. Phys. Anthropol.* 20(2): 183 – 189.
- Ikin, EW, Lehmann, H, Mourant, AE, & Thein, H (1969) The Blood Groups and haemoglobins of the Burmese. *Man* 4(1): 118 – 122.
- Ikin, W, Mourant, AE, Kopeć, AC, Lehmann, H, Scott, RAP, & Horsfall, J (1972) The Blood Groups and Haemoglobin of the Jews of the Tafilalet Oases of Morocco. *Man, New Series* 7(4): 595 – 600.

- Innan, H (2003) A two-locus gene conversion model with selection and its application to the human RHCE and RHD genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 100(15): 8793 – 8798.
- Innmann, M, Erhardt, P, Schütz, D, & Greiner, G (2017) Automatic transfer of landmarks on human skulls using GPU-based non-rigid registration. *Proceedings of the Eurographics Workshop on Graphics and Cultural Heritage*: 131 – 135.
- Intoh, M (1997) Human Dispersal into Micronesia. *Anthropol. Sci.* 105(1): 15 – 28.
- Ishida, H, & Dodo, Y (1993) Nonmetric Cranial Variation and the Populational Affinities of the Pacific Peoples. *Am. J. Phys. Anthropol.* 90(1): 49 – 57.
- Ivanova, M, Rozemuller, E, Tyufekchiev, N, Michailova, A, Tilanus, M, & Naumova, E (2002) HLA polymorphism in Bulgarians defined by high-resolution typing methods in comparison with other populations. *Tissue Antigens* 60(6): 496 – 504.
- Ivinskis, V, Kooptzoff, O, Walsh, RJ, & Dunn, D (1956) A Medical and Anthropological Study of the Chimbu Natives in the Central Highlands of New Guinea. *Oceania* 27(2): 143 – 157.
- Jarque, CM, & Bera, AK (1981) Efficient tests for normality, homoscedasticity and serial independence of regression residuals: Monte Carlo Evidence. *Econ. Lett.* 7(4): 313 – 318.
- Jaspan, MA (1972) Kerintji. In: LeBar, FM (ed.) *Ethnic Groups of Insular Southeast Asia*. Vol. 1: Indonesia, Andaman Islands, and Madagascar. HRAF Press, New Haven: 29 – 30.
- Jasti, S, Rakh, S, Pantula, V, Murthy, KJR, & Valluri, VL (2008) Genetic affinity of two south Indian ethnic groups with other populations. *Int. J. Immunogenet.* 35(3): 243 – 249.
- Jenkins, T, Dunn, DS, Gibney, SFA, & Nurse, GT (1983) Serogenetic studies on the Daga of the interior of the mainland of Milne Bay Province, Papua New Guinea. *Ann. Hum. Biol.* 10(4): 357 – 364.
- Jinam, TA, Phipps, ME, Aghakhanian, F, Majumder, PP, Datar, F, Stoneking, M, Sawai, H, Nishida, N, Tokunaga, K, Kawamura, S, Omoto, K, & Saitou, N (2017) Discerning the Origins of the Negritos, First Sundaland People: Deep Divergence and Archaic Admixture. *Genome Biol. Evol.* 9(8): 2013 – 2022.
- Jinam, TA, Saitou, N, Edo, J, Mahmood, A, & Phipps, ME (2010) Molecular analysis of HLA Class I and Class II genes in four indigenous Malaysian populations. *Tissue Antigens* 75(2): 151 – 158.
- Johnson, RH, Ikin, EW, & Mourant, AE (1963) Blood Groups of the Ait Haddidu Berbers of Morocco. *Hum. Biol.* 35(4): 514 – 523.
- Jonasdottir, G, Roos, IM, Åkesson, E, Palmgren, J, & Hillert, J (2007) HLA-A Confers an HLA-DRB1 Independent Influence on the Risk of Multiple Sclerosis. *PLoS ONE* 2(7): e664.

- Jombart, T, Devillard, S, & Balloux, F (2010) Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genet.* 11(1): 94.
- Jordan, FM, Gray, RD, Greenhill, SJ, & Mace, R (2009) Matrilocal residence is ancestral in Austronesian societies. *Proc. R. Soc. London B* 276(1664): 1957 – 1964.
- Jorde, LB (1980) The Genetic Structure of Subdivided Human Populations. In: Mielke, H, & Crawford, MH (ed.) *Current Developments in Anthropological Genetics. Volume 1: Theory and Methods.* Plenum Press, New York & London: 135 – 208.
- Jüptner, H, Kooptzoff, O, & Walsh, RJ (1958) The Blood Groups of Some Native Inhabitants of the Gulf District, New Guinea. *Oceania* 29(2): 123 – 126.
- Kalinowski, ST (2011) The computer program STRUCTURE does not reliably identify the main genetic clusters within species: simulations and implications for human population structure. *Heredity* 106(4): 625 – 632.
- Kapustin, S, Lyshchov, A, Alexandrova, J, Imayanitov, E, & Blinov, M (1999) HLA class II molecular polymorphisms in healthy Slavic individuals from North-Western Russia. *Tissue Antigens* 54(5): 517 – 520.
- Karafet, TM, Hallmark, B, Cox, MP, Sudoyo, H, Downey, S, Lansing, JS, & Hammer, MF (2010) Major East-West Division Underlies Y Chromosome Stratification across Indonesia. *Mol. Biol. Evol.* 27(8): 1833 – 1844.
- Karafet, TM, Lansing, JS, Redd, AJ, Reznikova, S, Watkins, JC, Surata, SPK, Arthawiguna, WA, Mayer, L, Bamshad, M, Jorde, LB, & Hammer, MF (2005) Balinese Y-Chromosome Perspective on the Peopling of Indonesia: Genetic Contributions from Pre-Neolithic Hunter-Gatherers, Austronesian Farmers, and Indian Traders. *Hum. Biol.* 77(1): 93 – 114.
- Karafet, TM, Osipova, LP, Gubina, MA, Posukh, OL, Zegura, SL, & Hammer, MF (2002) High Levels of Y-Chromosome Differentiation among Native Siberian Populations and the Genetic Signature of a Boreal Hunter-Gatherer Way of Life. *Hum. Biol.* 74(6): 761 – 789.
- Karaphet, TM, Sukernik, RI, Osipova, LP, & Simchenko, YB (1981) Blood Groups, Serum Proteins, and Red Cell Enzymes in the Nganasans (Tavghi) – Reindeer Hunters From Taimir Peninsula. *Am. J. Phys. Anthropol.* 56(2): 139 – 145.
- Kariks, J, & Walsh, RJ (1968) Some Physical Measurements and Blood Groups of the Bainings in New Britain. *Archaeol. Phys. Anthropol. Oceania* 3(2): 129 – 142.
- Kariks, J, Kooptzoff, O, & Walsh, RJ (1957) Blood Groups of the Native Inhabitants of Bougainville, New Guinea. *Oceania* 28(2): 146 – 158.

- Kariks, J, Kooptzoff, O, Cotter, H, & Walsh, RJ (1958) A Study of the Heights, Weights, Haemoglobin Values and Blood Groups of the Natives of the Goilala Sub-District, Papua. *Oceania* 29(2): 117 – 122.
- Kariks, J, Kooptzoff, O, Steed, M, Cotter, H, & Walsh, RJ (1960) A Study of Some Physical Characteristics of the Goroka Natives, New Guinea. *Oceania* 30(3): 225 – 236.
- Kasprisin, DO, Crow, M, McClintock, C, & Lawson, J (1987) Blood Types of the Native Americans of Oklahoma. *Am. J. Phys. Anthropol.* 73(1): 1 – 7.
- Katz, D, & Friess, M (2014) Technical Note: 3D From Standard Digital Photography of Human Crania – Preliminary Assessment. *Am. J. Phys. Anthropol.* 154(1): 152 – 158.
- Kay, R (1984) Analysis of archaeological material from Naigani. Master thesis. University of Auckland, Auckland.
- Kayser, M (2010) The Human Genetic History of Oceania: Near and Remote Views of Dispersal. *Curr. Biol.* 20: R194 – R201.
- Kayser, M, Brauer, S, Cordaux, R, Casto, A, Lao, O, Zhivotovsky, LA, Moyse-Faurie, C, Rutledge, RB, Schiefenhövel, W, Gil, D, Lin, AA, Underhill, PA, Oefner, PJ, Trent, RJ, & Stoneking, M (2006) Melanesian and Asian Origins of Polynesians: mtDNA and Y Chromosome Gradients Across the Pacific. *Mol. Biol. Evol.* 23(11): 2234 – 2244.
- Kayser, M, Brauer, S, Weiss, G, Schiefenhövel, W, Underhill, PA, & Stoneking, M (2001) Independent Histories of Human Y Chromosomes from Melanesia and Australia. *Am. J. Hum. Genet.* 68(1): 173 – 190.
- Kayser, M, Brauer, S, Weiss, G, Schiefenhövel, W, Underhill, P, Shen, P, Oefner, P, Tommaseo-Ponzetta, M, & Stoneking, M (2003) Reduced Y-Chromosome, but Not Mitochondrial DNA, Diversity in Human Populations from West New Guinea. *Am. J. Hum. Genet.* 72: 281 – 302.
- Kayser, M, Brauer, S, Weiss, G, Underhill, PA, Roewer, L, Schiefenhövel, W, & Stoneking, M (2000) Melanesian origin of Polynesian Y chromosomes. *Curr. Biol.* 10(20): 1237 – 1246.
- Kayser, M, Choi, Y, van Oven, M, Mona, S, Brauer, S, Trent, RJ, Suarkia, D, Schiefenhövel, W, & Stoneking, M (2008a) The Impact of the Austronesian Expansion: Evidence from mtDNA and Y Chromosome Diversity in the Admiralty Islands of Melanesia. *Mol. Biol. Evol.* 25(7): 1362 – 1374.
- Kayser, M, Lao, O, Saar, K, Brauer, S, Wang, X, Nürnberg, P, Trent, RJ, & Stoneking, M (2008b) Genome-wide Analysis Indicates More Asian than Melanesian Ancestry of Polynesians. *Am. J. Hum. Genet.* 82(1): 194 – 198.

- Kealy, S, Louys, J, & O'Connor, S (2018) Least-coast pathway models indicate northern human dispersal from Sunda to Sahul. *J. Hum. Evol.* 125: 59 – 70.
- Kijak, GH, Walsh, AM, Koehler, RN, Moqueet, N, Eller, LA, Eller, M, Carrier, JR, Wang, Z, Wabwire-Mangen, F, Kibuuka, HN, Michael, NL, Robb, ML, & McCutchan, FE (2009) HLA class I allele and haplotype diversity in Ugandans supports the presence of a major east African genetic cluster. *Tissue Antigens* 73(3): 262 – 269.
- Kimura, M (1969) The Number of Heterozygous Nucleotide Sites Maintained in a Finite Population due to Steady Flux of Mutations. *Genetics* 61(4): 893 – 903.
- Kimura, M, & Weiss, GH (1964) The Stepping Stone Model of Population Structure and the Decrease of Genetic Correlation with Distance. *Genetics* 49(4). 561 – 576.
- Kimura, R, Ohashi, J, Matsumura, Y, Nakazawa, M, Inaoka, T, Ohtsuka, R, Osawa, M, & Tokunaga, K (2008) Gene Flow and Natural Selection in Oceanic Human Populations Inferred from Genome-Wide SNP Typing. *Mol. Biol. Evol.* 25(8): 1750 – 1761.
- Kirch, PV (1988) Niuaotupatapu: the prehistory of a Polynesian chiefdom. Thomas Burke Memorial Washington State Museum Monograph 5. The Burke Museum, Seattle.
- Kirch, PV (2000) On the Road of the Winds: An Archaeological History of Pacific Islands before European Contact. University of California Press, Berkeley: 446.
- Kirch, PV, & Green, RC (2001) Hawaiki, Ancestral Polynesia. An Essay in Historical Anthropology. Cambridge University Press, Cambridge: 375.
- Kirch, PV, & Hunt, TL (1988) Radiocarbon Dates from the Mussau Islands and the Lapita Colonization of the Southwestern Pacific. *Radiocarbon* 30(2): 161 – 169.
- Kirk, RL, Lai, LYC, Vos, GH, & Vidyarthi, LP (1962) A Genetical Study of the Oraons of the Chota Nagpur Plateau (Bihar, India). *Am. J. Phys. Anthropol.* 20(3): 375 – 385.
- Kirkpatrick, S, Gelatt, CD, & Vecchi, MP (1983) Optimization by Simulated Annealing. *Science* 220(4598): 671 – 680.
- Kivisild, T, Tolk, HV, Parik, J, Wang, Y, Papiha, SS, Bandelt, HJ, & Villems, R (2002) The Emerging Limbs and Twigs of the East Asian mtDNA Tree. *Mol. Biol. Evol.* 19(10): 1737 – 1751.
- Kivisild, T, Shen, P, Wall, DP, Do, B, Sung, R, Davis, K, Passarino, G, Underhill, PA, Scharfe, C, Torroni, A, Scozzari, R, Modiano, D, Coppa, A, de Knijff, P, Feldman, M, Cavalli-Sforza, LL, & Oefner, PJ (2006) The Role of Selection in the Evolution of Human Mitochondrial Genomes. *Genetics* 172(1): 373 – 387.
- Ko, AMS, Chen, CY, Fu, Q, Delfin, F, Li, M, Chiu, HL, Stoneking, M, & Ko, YC (2014) Early Austronesians: Into and Out Of Taiwan. *Am. J. Hum. Genet.* 94(3): 426 – 436.

- Koentjaraningrat (1972) Madurese. In: LeBar, FM (ed.) *Ethnic Groups of Insular Southeast Asia*. Vol. 1: Indonesia, Andaman Islands, and Madagascar. HRAF Press, New Haven: 53 – 54.
- Kooptzoff, O, & Walsh, RJ (1955) Blood Groups of New Caledonian Natives. *Oceania* 26(1): 35 – 41.
- Kooptzoff, O, & Walsh, RJ (1957a) The Blood Groups of Some Native Inhabitants of the Tongan Islands. *Oceania* 27(3): 214 – 219.
- Kooptzoff, O, & Walsh, RJ (1957b) The Blood Groups of a Further Series of Australian Aborigines. *Oceania* 27(3): 210 – 213.
- Kornstad, L (1972) Distribution of the Blood Groups of the Norwegian Lapps. *Am. J. Phys. Anthropol.* 36(2): 257 – 266.
- Kottler, MJ (1979) Hoge de Vries and the Rediscovery of Mendel's Laws. *Ann. Sci.* 36(5): 517 – 538.
- Koutroumbas, K, & Theodoridis, S (2008) *Pattern Recognition*. 4th edition. Academic press, Orlando: 984 pp.
- Krylov, M, Erdesz, S, Alexeeva, L, Benevolenskaya, L, Arnett, FC, & Reville, JD (1995) HLA class II and HLA-B27 oligotyping in two Siberian native population groups. *Tissue Antigens* 46(5): 382 – 386.
- Krzewińska, M (2007) The history of the Polynesians inferred from high resolution HLA data. Master thesis in human evolutionary genetics. Centre of Evolutionary and Ecological Synthesis. University of Oslo, Norway.
- Kumar, R, Nunn, PD, & Dickinson, WR (2004) The emerging pattern of earliest human settlement in Fiji: four new Lapita sites on Viti Levu Island. *Archaeology in New Zealand* 47(2): 108 – 117.
- Lahr, MM (1994) The Multiregional Model of modern human origins: a reassessment of its morphological basis. *J. Hum. Evol.* 26(1): 23 – 56.
- Lai, LYC, Bloom, J (1982) Genetic Variation in Bougainville and Solomon Islands Populations. *Am. J. Phys. Anthropol.* 58(4): 369 – 382.
- Lambeck, K, Rouby, H, Purcell, A, Sun, Y, & Sambridge, M (2014) Sea level and global ice volumes from the Last Glacial Maximum to the Holocene. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 111(43): 15296 – 15303.
- Landsteiner, K (1900) Zur Kenntnis der antifermentativen, lytischen und agglutinierenden Wirkungen des Blutserums und der Lymphe. *Centralbl. Bakteriologie*. 27: 357 - 362.
- Lansing, JS, Cox, MP, de Vet, TA, Downey, SS, Hallmark, B, & Sudoyo, H (2011) An ongoing Austronesian expansion in Island Southeast Asia. *J. Anthropol. Archaeol.* 30(3): 262 – 272.
- Layrisse, M, Layrisse, Z, & Wilbert, J (1960a) Blood Group Antigen Tests of the Yupa Indians of Venezuela. *Am. Anthropol., New Series* 62(3): 418 – 436.
- Layrisse, M, Layrisse, Z, & Wilbert, J (1960b) Blood Group Antigens Among the Paraujano. *Am. J. Phys. Anthropol.* 18(2): 131 – 139.



- Layrisse, M, Layrisse, Z, & Wilbert, J (1963) Blood Group Antigen Studies of Four Chibchan Tribes. *Am. Anthropol.* 65(1): 36 – 55.
- Layrisse, M, Layrisse, Z, & Wilbert, J (1964) Blood Group Antigen Tests of the Bari Indians of Venezuela. *Hum. Biol.* 36(3): 235 – 245.
- Lázaro, AM, Moraes, ME, Marcos, CY, Moraes, JR, Fernández-Viña, MA, & Stastny, P (1999) Evolution of HLA-Class I Compared to HLA-Class II Polymorphism in Terena, a South-American Indian Tribe. *Hum. Immunol.* 1138 – 1149.
- Le Corre, V, & Kremer, A (1998) Cumulative effects of founding events during colonisation on genetic diversity and differentiation in an island and stepping-stone model. *J. Evol. Biol.* 11(4). 495 – 512.
- Le Van Kim, C, Chérif-Zahar, B, Raynal, V, Mouro, I, Lopez, M, Cartron, JP, & Colin, Y (1992) Multiple Rh Messenger RNA Isoforms Are Produced by Alternative Splicing. *Blood* 80(4): 1074 – 1078.
- Leatherman, SP (1983) Barrier dynamics and landward migration with Holocene sea-level rise. *Nature* 301(5899): 415 – 417.
- LeBar, FM (1972a) Kenyah-Kayan-Kajang. In: LeBar, FM (ed.) *Ethnic Groups of Insular Southeast Asia*. Vol. 1: Indonesia, Andaman Islands, and Madagascar. HRAF Press, New Haven: 168 – 173.
- LeBar, FM (1972b) Mori. In: LeBar, FM (ed.) *Ethnic Groups of Insular Southeast Asia*. Vol. 1: Indonesia, Andaman Islands, and Madagascar. HRAF Press, New Haven: 141 – 142.
- LeBar, FM (1975) Maranao. In: LeBar, FM (ed.) *Ethnic Groups of Insular Southeast Asia*. Vol. 2: Philippines and Formosa. HRAF Press, New Haven: 36 – 39.
- Legendre, P, & Legendre, L (2012) *Numerical Ecology*. Developments in Environmental Modelling 24. 3rd edition. Elsevier, Amsterdam: 1006 pp.
- Legendre, P, Fortin, MJ, & Borcard, D (2015) Should the Mantel test be used in spatial analysis? *Methods Ecol. Evol.* 6(11): 1239 – 1247.
- Leffell, MS, Fallin, MD, Erlich, HA, Fernandez-Vina, M, Hildebrand, WH, Mack, SJ, & Zachary, AA (2002) HLA antigens, alleles and haplotypes among the Yup'ik Alaska natives: report of the ASHI Minority Workshops, Part II. *Hum. Immunol.* 63(7): 614 – 625.
- Leffell, MS, Fallin, MD, Hildebrand, WH, Cavett, JW, Iglehart, BA, & Zachary, AA (2004) HLA Alleles and Haplotypes Among the Lakota Sioux: Report of the ASHI Minority Workshops, Part III. *Hum. Immunol.* 65(1): 78 – 89.
- Leppälä, K, Nielsen, SV, & Mailund, T (2017) admixturegraph: an R package for admixture graph manipulation and fitting. *Bioinformatics* 33(11): 1738 – 1740.
- Lesson, A (1880 – 1884) *Les Polynésiens. Leur Origins, leurs Migrations, leur Langage*. Tome I – IV. Ernest Leroux, Paris.
- Levine, MH, von Hagen, V, Ruffié, J, & Darasse, H (1977) A Hematological Approach to Basque Isolation in two French Basque Villages. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 293(1): 185 – 193.

- Lewis, M, Hildes, JA, Kaita, H, & Chown, B (1961) The Blood Groups of the Kutchin Indians at Old Crow, Yukon Territory. *Am. J. Phys. Anthropol.* 19(4): 383 – 389.
- Lewis, SE, Sloss, CR, Murray-Wallace, CV, Woodroffe, CD, & Smithers, SG (2013) Post-glacial sea-level changes around the Australian margin: a review. *Quat. Sci. Rev.* 74: 115 – 138.
- Li, H, Slone, J, Fei, L, & Huang, T (2019) Mitochondrial DNA Variants and Common Diseases: A Mathematical Model for the Diversity of Age-Related mtDNA Mutations. *Cells* 8(6): 608.
- Li, H, Wen, B, Chen, SJ, Su, B, Pramoonjago, P, Liu, Y, Pan, S, Qin, Z, Liu, W, Cheng, X, Yang, N, Li, X, Tran, D, Lu, D, Hsu, MT, Deka, R, Marzuki, S, Tan, CC, & Jin, L (2008) Paternal genetic affinity between western Austronesians and Daic populations. *BMC Evol. Biol.* 8: 146 – 157.
- Li, JZ, Absher, DM, Tang, H, Southwick, AM, Casto, AM, Ramachandran, S, Cann, HM, Barsh, GS, Feldman, M, Cavalli-Sforza, LL, & Myers, RM (2008) Worldwide Human Relationships Inferred from Genome-Wide Patterns of Variation. *Science* 319(5866): 1100 – 1104.
- Li, Z, Chen, D, Zhang, C, Li, Y, Cao, B, Ning, T, Zhao, Y, You, W, & Ke, Y (2005) HLA polymorphisms are associated with *Helicobacter pylori* infected gastric cancer in a high risk population, China. *Immunogenet.* 56(11): 781 – 787.
- Lie, BA, Dupuy, BM, Spurkland, A, Fernández-Viña, Hagelberg, E, & Thorsby, E (2007) Molecular genetic studies of natives on Easter Island: evidence of an early European and Amerindian contribution to the Polynesian gene pool. *Tissue Antigens* 60(1): 10 – 18.
- Lilley, I (1991) Lapita and post-Lapita developments in the Vitiaz Straits – West New Britain Area. *Indo-Pacific Prehistory Association Bulletin* 11: 313 – 322.
- Lilley, I (2002) Lapita and type Y pottery in the KLK site, Siassi, Papua New Guinea. In: Bedrod, S, Sand, C, & Burley, D (ed.) *Fifty Years in the Field. Essays in Honour and Celebration of Richard Shutler Jr's Archaeological Career.* New Zealand Archaeological Association Monograph 25: 79 – 90.
- Lin, JH, Liu, ZH, Lv, FJ, Fu, YG, Fan, XI, Li, SY, Lu, JM, Liu, XY, & Xu, AL (2003) Molecular analyses of HLA-DRB1, -DPB1, and -DQB1 in Jing ethnic minority of Southwest China. *Hum. Immunol.* 64(8): 830 – 834.
- Lipson, M (2020) Applying  $f_4$ -statistics and admixture graphs: Theory and examples. *Mol. Ecol. Resour.* 20(6): 1658 – 1667.
- Lipson, M, Cheronet, O, Mallick, S, Rohland, N, Oxenham, M, Pietruszewsky, M, Pryce, TO, Willis, A, Matsumura, H, Buckley, H, Domett, K, Nguyen, GH, Trinh, HH, Kyaw, AA, Win, TT, Pradier, B, Broomandkhoshbacht, N, Candilio, F, Changmai, P, Fernandes,

- D, Ferry, M, Gamarra, B, Harney, E, Kampuansai, J, Kutanan, W, Michel, M, Novak, M, Oppenheimer, J, Sirak, K, Stewardson, K, Zhang, Z, Flegontov, P, Pinhasi, R, & Reich, D (2018) Ancient genomes document multiple waves of migration in Southeast Asian prehistory. *Science* 361(6397): 92 – 95.
- Lipson, M, Loh, PR, Levin, A, Reich, D, Patterson, N, & Berger, B (2013) Efficient Moment-Based Inference of Admixture Parameters and Sources of Gene Flow. *Mol. Biol. Evol.* 30(8): 1788 – 1802.
- Lipson, M, Loh, PR, Patterson, N, Moorjani, P, Ko, YC, Stoneking, M, Berger, B, & Reich, D (2014) Reconstructing Austronesian population history in Island Southeast Asia. *Nat. Commun.* 5(1): 1 – 7.
- Lipson, M, Skoglund, P, Spriggs, M, Valentin, F, Bedford, S, Shing, R, Buckley, H, Phillip, I, Ward, GK, Mallick, S, Rohland, N, Broomandkhoshbacht, N, Cheronet, O, Ferry, M, Harper, TK, Michel, M, Oppenheimer, J, Sirak, K, Stewardson, K, Auckland, K, Hill, AVS, Maitland, K, Oppenheimer, SJ, Parks, T, Robson, K, Williams, TN, Kennett, DJ, Mentzer, AJ, Pinhasi, R, & Reich, D (2018) Population Turnover in Remote Oceania Shortly after Initial Settlement. *Curr. Biol.* 28(7): 1157 – 1165.
- Lister, RW, Orr, NWM, Botting, D, Ikin, EW, Mourant, AE, & Lehmann, H (1966) The Blood Groups and Haemoglobin of the Bedouin of Socotra. *Man, New Series* 1(1): 82 – 86.
- Liu, B, Xiong, L, Tian, C, Zhou, Q, Zhong, Y, Li, A, & Liu, SM (2012) HLA-DRB1\*12:02:01 plays a protective role against coronary artery disease in women of southern Han Chinese descent. *Hum. Immunol.* 73(1): 122 – 126.
- Liu, H, Prugnolle, F, Manica, A, & Balloux, F (2006) A Geographically Explicit Genetic Model of Worldwide Human-Settlement History. *Am. J. Hum. Genet.* 79(2): 230 – 237.
- Liu, Y, Liu, Z, Fu, Y, Jia, Z, Chen, S, & Xu, A (2006) Polymorphism of HLA class II genes in Miao and Yao nationalities of Southwest China. *Tissue Antigens* 67(2): 157 – 159.
- Liu, ZH, Lin, J, Pan, D, Chen, W, Tao, H, & Xu, A (2002) HLA-DPB1 allelic frequency of the Pumi ethnic group in south-west China and evolutionary relationship of Pumi with other populations. *Int. J. Immunogenet.* 29(3): 259 – 261.
- Ljunggren, HG, & Kärre, K (1990) In search of the 'missing self': MHC molecules and NK cell recognition. *Immunol. Today* 11: 237 – 244.
- Loeza, F, Vargas-Aracón, G, Andrade, F, Vergara, Y, Rodríguez-Pérez, JM, Ruiz-Morales, J, Alarcón-Segovia, D, & Granados, J (2002) Distribution of class I and class III MHC antigens in the Tarasco Amerindians. *Hum. Immunol.* 63(2): 143 – 148.
- Lombard, Z, Dalton, DL, Venter, PA, Williams, RC, & Bornman, L (2006) Association of HLA-DR, -DQ, and Vitamin D Receptor

- Alleles and Haplotypes with Tuberculosis in the Venda of South Africa. *Hum. Immunol.* 67(8): 643 – 654.
- Long, JC, Naidu, JM, Mohrenweiser, HW, Gershowitz, H, Johnson, PL, Wood, JW, & Smouse, PE (1986) Genetic Characterization of Gainj- and Kalam-Speaking Peoples of Papua New Guinea. *Am. J. Phys. Anthropol.* 70(1): 75 – 96.
- Loo, JH, Trejaut, JA, Yen, JC, Chen, ZS, Lee, CL, & Lin, M (2011) Genetic affinities between the Yami tribe people of Orchid Island and the Philippine Islanders of the Batanes archipelago. *BMC Genet.* 12(1): 21.
- Lou, H, Li, HC, Kuwayama, M, Yashiki, S, Fujiyoshi, T, Suehara, M, Osame, M, Yamashita, M, Hayami, M, Gurtsevich, V, Ballas, M, Imanishi, T, & Sonoda, S (1998) HLA class I and class II of the Nivkhi, an indigenous population carrying HTLV-I in Sakhalin, Far Eastern Russia. *Tissue Antigens* 52(5): 444 – 451.
- Lovmar, L, Ahlford, A, Jonsson, M, & Syvänen, AC (2005) Silhouette scores for assessment of SNP genotype clusters. *BMC Genom.* 6(1): 35.
- Lü, M, & Xia, B (2006) Polymorphism of HLA-DRB1 gene shows no strong association with ulcerative colitis in Chinese patients. *Int. J. Immunogenet.* 33(1): 37 – 40.
- Lum, JK, Cann, RL, Martinson, JJ, & Jorde, LB (1998) Mitochondrial and Nuclear Genetic Relationships among Pacific Island and Asian Populations. *Am. J. Hum. Genet.* 63(2): 613 – 624.
- Lum, JK, & Cann, RL (2000) mtDNA lineage analyses: Origins and migrations of Micronesians and Polynesians. *Am. J. Phys. Anthropol.* 113(2): 151 – 168.
- Lum, JK, Jorde, LB, & Schiefenhover, W (2002) Affinities among Melanesians, Micronesians, and Polynesians: A Neutral, Biparental Genetic Perspective. *Hum. Biol.* 74(3): 413 – 430.
- Luo, M, Embree, J, Ramdahin, S, Ndinya-Achola, J, Njenga, S, Bwayo, JB, Jacobson, K, Kwan, L, Schroeder, M, Pan, S, Narayansingh, MJ, Iqbal, S, Brunham, RC, & Plummer, FA (2006) HLA class I and class II alleles in Kenya, Africa: disparity in diversity and evolutionary applications. In: *Immunobiology of Human MHC. Proceedings of the 13th international histocompatibility workshop and congress*: 171 – 174.
- Luo, S, Valencia, CA, Zhang, J, Lee, NC, Slone, J, Gui, B, Wang, X, Li, Z, Dell, S, Brown, J, Chen, SM, Chien, YH, Hwu, WL, Fan, PC, Wong, LJ, Atwal, PS, & Huang, T (2018) Biparental Inheritance of Mitochondrial DNA in Humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 115(51): 13039 – 13044.
- Łuszczek, W, Kubicka, W, Cisło, M, Nockowski, P, Mańczak, M, Woszczek, G, B, E, & Kuśnierczyk, P (2003) Strong association of HLA-Cw6 allele with juvenile psoriasis in Polish patients. *Immunol. Letters* 85(1): 59 – 64.

- Lydekker, R (1896) *A Geographical History of Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge: 400 pp.
- Mabuchi, T (1960) The aboriginal peoples of Formosa. In: Murdock, GP (ed.) *Social Structure in Southeast Asia*. Viking Fund Publications in Anthropology 29: 127 – 140.
- Macaulay, V, Hill, C, Achilli, A, Rengo, C, Clarke, D, Meehan, W, Blackburn, J, Semino, O, Scozzari, R, Cruciani, F, Taha, A, Shaari, NK, Raja, JM, Ismail, P, Zainuddin, Z, Goodwin, W, Bulbeck, D, Bandelt, HJ, Oppenheimer, S, Torroni, A, & Richards, M (2005) Single, Rapid Coastal Settlement of Asia Revealed by Analysis of Complete Mitochondrial Genomes. *Science* 308(5724): 1034 – 1036.
- Macaulay, V, Richards, M, Hickey, E, Vega, E, Cruciani, F, Guida, V, Scozzari, R, Bonn -Tamir, B, Sykes, B, & Torroni, A (1999) The Emerging Tree of West Eurasian mtDNAs: A Synthesis of Control-Region Sequences and RFLPs. *Am. J. Hum. Genet.* 64(1): 232 – 249.
- Machulla, HKG, Batnasan, D, Steinborn, F, Uyar, FA, Saruhan-Direskeneli, G, Ogus, FS, Carn, MN, & Dorak, MT (2003) Genetic affinities among Mongol ethnic groups and their relationship to Turks. *Tissue Antigens* 61(4): 292 – 299.
- Macintosh, NWG, Walsh, RJ, & Kooptzoff, O (1958) The Blood Groups of the Native Inhabitants of the Western Highlands, New Guinea. *Oceania* 28(3): 173 – 198.
- Mack, SJ, Bugawan, TL, Moonsamy, PV, Erlich, JA, Trachtenberg, EA, Paik, YK, Begovich, AB, Saha, N, Beck, HP, Stoneking, M, & Erlich, HA (2000) Evolution of Pacific/Asian populations inferred from HLA class II allele frequency distributions. *Tissue Antigens* 55(5): 383 – 400.
- MacLennan, R, Bradley, M, & Walsh, RJ (1967) The Blood Group Pattern at Oksapmin, Western Highlands, New Guinea. *Archaeol. Phys. Anthropol. Oceania* 2(1): 57 – 61.
- MacLennan, R, Kooptzoff, O, & Walsh, RJ (1960) A Survey of the Blood Groups and Haemoglobin Values of Natives in the Mount Hagen Area, New Guinea. *Oceania* 30(4): 313 – 320.
- MacMillan-Brown, J (1924) *The Riddle of the Pacific*. T. Fisher Unwin, London.
- Magzoub, MMA, Stephens, HAF, Sachs, JA, Biro, PA, Cutbush, S, Wu, Z, & Bottazzo, GF (1992) HLA-DP polymorphism in Sudanese controls and patients with insulin-dependent diabetes mellitus. *Tissue Antigens* 40(2): 64 – 68.
- Mahmoud, LAN, Ibrahim, AAK, & Ghonem, HR (1987) Human Blood Groups in Dakahlya, Egypt. *Ann. Hum. Biol.* 14(6): 487 – 493.
- Main, P, Attenboroguh, R, Chelvanayagam, G, & Gao, X (2001) The Peopling of New Guinea: Evidence from Class I Human Leukocyte Antigen. *Hum. Biol.* 73(3): 365 – 383.

- Malaspinas, AS, Lao, O, Schroeder, H, Rasmussen, M, Raghavan, M, Moltke, I, Campos, PF, Sagredo, FS, Rasmussen, S, Gonçalves, VF, Albrechtsen, A, Allentoft, ME, Johnson, PLF, Li, M, Reis, S, Bernardo, DV, DeGiorgio, M, Duggan, AT, Bastos, M, Wang, Y, Stenderup, J, Moreno-Mayar, JV, Brunak, S, Sicheritz-Ponten, T, Hodges, E, Hannon, GJ, Orlando, L, Price, TD, Jensen, JD, Nielsen, R, Heinemeier, J, Olsen, J, Rodrigues-Carvalho, C, Mirazón-Lahr, M, Neves, WA, Kayser, M, Higham, T, Stoneking, M, Pena, SDJ, & Willerslev, E (2014) Two ancient human genomes reveal Polynesian ancestry among the indigenous Botocudos of Brazil. *Curr. Biol.* 24(21): R1035 – R1037.
- Malavige, GN, Rostron, T, Seneviratne, L, Fernando, S, Sivayogan, S, Wijewickrama, A, & Ogg, GS (2007) HLA analysis of Sri Lankan Sinhalese predicts North Indians origin. *Int J. Immunogenet.* 34(5): 313 – 315.
- Malcolm, LA, Woodfield, DG, Blake, NM, Kirk, RL, & McDermid, EM (1972) The Distribution of Blood, Serum Protein and Enzyme Groups on Manus Island (Admiralty Islands, New Guinea). *Hum. Hered.* 22(4): 305 – 322.
- Malécot, G (1948) *Les mathématiques de l'hérédité*. Masson, Paris: 63 pp.
- Malhi, RS, Schultz, BA, & Smith, DG (2001) Distribution of Mitochondrial DNA Lineages Among Native American Tribes of Northeastern North America. *Hum. Biol.* 73(1): 17 – 55.
- Malyarchuk, B, Derenko, M, Grzybowski, T, Lunkina, A, Czarny, J, Rychkov, S, Morozova, I, Denisova, G, & Miscicka-Sliwka, D (2004) Differentiation of Mitochondrial DNA and Y chromosomes in Russian Populations. *Hum. Biol.* 76(6): 877 – 900.
- Maneemaroj, R, Chandanayingyong, D, Longta, K, & Bejrachandra, S (1997) HLA Class II Allele Frequencies in Northern Thais (Kamphaeng Phet). *J. Med. Assoc. Thai.* 80(9): 20 – 32.
- Manel, S, Schwartz, MK, Luikart, G, & Taberlet, P (2003) Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends Ecol. Evol.* 18(4): 189 – 197.
- Manica, A, Amos, W, Balloux, F, & Hanihara, T (2007) The effect of ancient population bottlenecks on human phenotypic variation. *Nature* 448(7151): 346 – 348.
- Manica, A, Prugnolle, F, & Balloux, F (2005) Geography is a better determinant of human genetic differentiation than ethnicity. *Hum. Genet.* 118(3-4): 366 – 371.
- Manni, F, Guérard, E, & Heyer, E (2004) Geographic Patterns of (Genetic, Morphologic, Linguistic) Variation: How Barriers Can Be Detected by Using Monmonier's Algorithm. *Hum. Biol.* 76(2): 173 – 190.
- Mantel, M (1967) The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach. *Cancer Res.* 27(2): 209 – 220.

- Maranjian, G, Ikin, EW, Mourant, AE, & Lehmann, H (1966) The Blood Groups and Haemoglobins of the Saudi Arabians. *Hum. Biol.* 38(4): 394 – 420.
- Marchani, EE, Watkins, WS, Bulayeva, K, Harpending, HC, & Jorde, LB (2008) Culture creates genetic structure in the Caucasus: Autosomal, mitochondrial, and Y-chromosomal variation in Daghestan. *BMC Genet.* 9(1): 47.
- Marengo-Rowe, AJ, Aviet, K, Godber, MJ, Kopeć, AC, Mourant, AE, Tills, D, & Woodhead, BJ (1974) The inherited blood factors of the inhabitants of Southern Arabia. *Ann. Hum. Biol.* 1(3): 311 – 326.
- Marks, SJ, Levy, H, Martinez-Cadenas, C, Montinaro, F, & Capelli, C (2012) Migration distance rather than migration rate explains genetic diversity in human patrilocal groups. *Mol. Ecol.* 21(20): 4958 – 4969.
- Marshall, DS (1956) The Settlement of Polynesia. *Sci. Am.* 195(2): 58 – 75.
- Marshall, Y, Crosby, A, Matararaba, S, & Wood, S (2000) Sigatoka. The Shifting Sands of Fijian Prehistory. University of Southampton Department of Archaeology Monograph 1. Southampton.
- Martinez-Laso, J, Siles, N, Moscoso, J, Zamora, J, Serrano-Vela, JI, Cachafeiro, JIRA, Castro, MJ, Serrano-Rios, M, & Arnaiz-Villena, A (2006) Origin of Bolivian Quechua Amerindians: their relationship with other American Indians and Asians according to HLA genes. *Eur. J. Med. Genet.* 49(2): 169 – 185.
- Martinón-Torres, M, Wu, X, de Castro, JMB, Xing, S, & Liu, W (2017) *Homo sapiens* in the Eastern Asian Late Pleistocene. *Curr. Anthropol.* 58(S17): 434 – 448.
- Matisoo-Smith, E (2015) Ancient DNA and the human settlement of the Pacific: A review. *J. Hum. Evol.* 79: 93 – 104.
- Matisoo-Smith, E, & Ramirez, JM (2010) Human Skeletal Evidence of Polynesian Presence in South America? Metric Analyses of Six Crania from Mocha Island, Chile. *J. Pacific Archaeol.* 1(1): 76 – 88.
- Matisoo-Smith, E, & Robins, JH (2004) Origins and dispersals of Pacific people: Evidence from mtDNA phylogenies of the Pacific rat. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 101(24): 9167 – 9172.
- Matisoo-Smith, E, Roberts, RM, Irwin, GJ, Allen, JS, Penny, D, & Lambert, DM (1998) Patterns of prehistoric human mobility in Polynesia indicated by mtDNA from the Pacific rat. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 95: 15145 – 15150.
- Matson, GA, & Swanson, J (1961) Distribution of Hereditary Blood Antigens among American Indians in Middle America: Lacandón and Other Maya. *Am. Anthropol.* 63(6): 1292 – 1322.
- Matson, GA, & Swanson, J (1963) Distribution of Hereditary Blood Antigens Among Indians in Middle America. V. In Nicaragua. *Am. J. Phys. Anthropol.* 21(4): 545 – 559.

- Matson, GA, & Swanson, J (1964) Distribution of Hereditary Blood Antigens Among Indians in Middle America. VI. In British Honduras. *Am. J. Phys. Anthropol.* 22(3). 271 – 284.
- Matson, GA, & Swanson, J (1965) Distribution of Hereditary Blood Antigens among Indians in Middle America. VIII. In Panama. *Am. J. Phys. Anthropol.* 23(4). 413 – 426.
- Matson, GA, Burch, TA, Polseky, HF, Swanson, J, Sutton, HE, & Robinson, A (1968b) Distribution of Hereditary Factors in the Blood of Indians of the Gila River, Arizona. *Am. J. Phys. Anthropol.* 29(3): 311 – 337.
- Matson, GA, Sutton, HE, Pessoa, EM, Swanson, J, & Robinson, A (1968a) Distribution of Hereditary Blood Groups among Indians in South America. V. In Northern Brazil. *Am. J. Phys. Anthropol.* 28(3): 303 – 330.
- Matson, GA, Sutton, HE, Swanson, J, & Robinson, A (1969) Distribution of Hereditary Blood Groups Among Indians in South America. VII. In Argentina. *Am. J. Phys. Anthropol.* 30(1): 61 – 83.
- Matson, GA, Sutton, HE, Swanson, J, Robinson, AR, & Santiana, A (1966) Distribution of Hereditary Blood Groups among Indians in South America. I. In Ecuador. *Am. J. Phys. Anthropol.* 24(1): 51 – 69.
- Matsumura, H, Shinoda, Ki, Shimanjuntak, T, Oktaviana, AA, Noerwidi, S, Sofian, HO, Prastiningtyas, D, Nguyen, LC, Kakuda, T, Kanzawa-Kiriyama, H, Adachi, N, Hung, Hc, Fan, X, Wu, X, Willis, A, & Oxenham, MF (2018) Cranio-morphometric and aDNA corroboration of the Austronesian dispersal model in ancient Island Southeast Asia: Support from Gua Harimau, Indonesia. *PLoS One* 13(6): e0198689.
- Matsumura, M, Fremont, DH, Peterson, PA, & Wilson, IA (1992) Emerging Principles for the Recognition of Peptide Antigens by MHC Class I Molecules. *Science* 257(5072): 927 – 934.
- Matsushita, T, Matsuoka, T, Isobe, N, Kawano, Y, Minohara, M, Shi, N, Nishimura, Y, Ochi, H, & Kira, J (2009) Association of the HLA-DPB1\*0501 allele with anti-aquaporin-4 antibody positivity in Japanese patients with idiopathic central nervous system demyelinating disorders. *Tissue Antigens* 73(2): 171 – 176.
- Mawby, WJ, Anstee, DJ, & Tanner, MJA (1981) Immunochemical evidence for hybrid sialoglyco-proteins of human erythrocytes. *Nature* 291(5811): 161 – 162.
- May, J, Lell, B, Luty, AJF, Meyer, CG, & Kremsner, PG (2001) HLA-DQB1\*0501-Restricted Th1 Type Immune Responses to Plasmodium falciparum Liver Stage Antigen 1 Protect against Malaria Anemia and Reinfections. *J. Infect. Dis.* 183(1). 168 – 172.
- May, J, Mockenhaupt, FP, Loliger, CC, Ademowo, GO, Falusi, AG, Jenisch, S, Dippmann, K, Schnittger, L, Kremsner, PG, Bienzle, U, & Meyer, CG (1998) HLA DPA1/DPB1 genotype and haplotype



- frequencies, and linkage disequilibria in Nigeria, Liberia, and Gabon. *Tissue Antigens* 52(3): 199 – 207.
- Mayr, E (1944) Wallace's Line in the Light of Recent Zoogeographic Studies. *Q. Rev. Biol.* 19(1): 1 – 14.
- McColl, H, Racimo, F, Vinner, L, Demeter, F, Gakuhari, T, Moreno-Mayar, JV, van Driem, G, Wilken, UG, Seguin-Orlando, A, de la Fuente Castro, C, Wasef, S, Shoocongdej, R, Souksavatdy, V, Sayavongkhamdy, T, Saidin, MM, Allentoft, ME, Sato, T, Malaspinas, AS, Aghakhanian, FA, Korneliussen, T, Prohaska, A, Margaryan, A, de Barros Damgaard, P, Kaewsutthi, S, Lertrit, P, Nguyen, TMH, Hung, HC, Tran, TM, Truong, HN, Nguyen, GH, Shahidan, S, Wiradnyana, K, Matsumae, H, Shigehara, N, Yoneda, M, Ishida, H, Masuyama, T, Yamada, Y, Tajima, A, Shibata, H, Toyoda, A, Hanihara, T, Nakagome, S, Deviese, T, Bacon, AM, Durringer, P, Ponche, JL, Shackelford, L, Patole-Edoumba, E, Nguyen, AT, Bellina-Pryce, B, Galipaud, JC, Kinaston, R, Buckley, H, Pottier, C, Rasmussen, S, Higham, T, Foley, RA, Lahr, MM, Orlando, L, Sikora, M, Phipps, ME, Oota, H, Higham, C, Lambert, DM, & Willerslev, E (2018) The prehistoric peopling of Southeast Asia. *Science* 361(6397): 88 – 92.
- McCoy, MD, Cervera, C, Mulrooney, MA, MacAlister, A, & Kirch, PV (2020) Obsidian and volcanic glass artifact evidence for long-distance voyaging to the Polynesian Outlier island of Tikopia. *Quat. Res.* 98: 1 – 9.
- McCoy, PC, & Cleghorn, PC (1988) Archaeological excavations on Santa Cruz (Nendo), Southeast Solomon Islands: Summary report. *Archaeol. Ocean.* 23(3): 104 – 115.
- McEldowney, H, & Ballard, C (1991) The Mouk Island site: Manus as paradox of parable in reconstructions of the Lapita cultural complex? In: Allen, J, & Goldson, C (ed.) Report of the Lapita Homeland Project. *Occasional Papers in Prehistory* 20: 92 – 102.
- McLoughlin, K, Blake, NM, & Hogan, PF (1982a) Blood Group, Red Cell Enzyme and Serum Protein Types in Buka Islanders, Papua New Guinea. *Hum. Hered.* 32(3): 152 – 159.
- McLoughlin, K, Blake, NM, Korarome, J, & Alpers, W (1982b) Blood Group, Red Cell enzyme and Serum Protein Types in an Asaro Village, Eastern Highlands, Papua New Guinea. *Hum. Hered.* 32(3): 160 – 165.
- Meacham, W (1984) On the Improbability of Austronesian Origins in South China. *Asian Perspect.* 26(1): 89 – 106.
- Meirmans, PG (2012) The trouble with isolation by distance. *Mol. Ecol.* 21(12): 2839 – 2846.
- Mellins, E, Smith, L, Arp, B, Cotner, T, Celis, E, & Pious, D (1990) Defective processing and presentation of exogenous antigens in mutants with normal HLA class II genes. *Nature* 343(6253): 71 – 74.

- Melton, T, Clifford, S, Martinson, J, Batzer, M, & Stoneking, M (1998) Genetic Evidence for the Proto-Austronesian Homeland in Asia: mtDNA and Nuclear DNA Variation in Taiwanese Aboriginal Tribes. *Am. J. Hum. Genet.* 63(6): 1807 – 1823.
- Melton, T, Peterson, R Redd, AJ, Saha, N, Sofro, ASM, Martinson, J, & Stoneking, M (1995) Polynesian Genetic Affinities with Southeast Asian Populations as Identified by mtDNA Analysis. *Am. J. Hum. Genet.* 57(2): 403 – 414.
- Merriwether, DA, Hodgson, JA, Friedlaender, FR, Allaby, R, Cerchio, S, Koki, G, & Friedlaender, JS (2005) Ancient mitochondrial M haplogroups identified in the Southwest Pacific. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 102(37): 13034 – 13039.
- Miao, KR, Pan, QQ, Tang, RC, Zhou, XP, Fan, S, Wang, XY, Zhao, X, Xue, M, Zhou, XY, & Wang, CY (2007) The polymorphism and haplotype analysis of HLA-A, -B and -DRB1 genes of population in Jiangsu province of China. *Int. J. Immunogenet.* 34(6): 419 – 424.
- Middleton, D, Williams, F, Meenagh, A, Daar, AS, Gorodezky, C, Hammond, M, Nascimento, E, Brinceno, I, & Perez, MP (2000) Analysis of the distribution of HLA-A alleles in populations from five continents. *Hum. Immunol.* 61(10): 1048 – 1052.
- Migot-Nabias, F, Fajardy, I, Danze, PM, Everaere, S, Mayombo, J, Minh, TN, Renaut, A, & Georges, AJ (1999) HLA class II polymorphism in a Gabonese Banzabi population. *Tissue Antigens* 53(6): 580 – 585.
- Mirabal, S, Cadenas, AM, Garcia-Bertrand, R, & Herrera, RJ (2013) Ascertaining the Role of Taiwan as a Source for the Austronesian Expansion. *Am. J. Phys. Anthropol.* 150(4): 551 – 564.
- Mirabal, S, Herrera, KJ, Gayden, T, Regueiro, M, Underhill, PA, Garcia-Bertrand, RL, & Herrera, RJ (2012) Increased Y-chromosome resolution of haplogroup O suggests genetic ties between the Ami aborigines of Taiwan and the Polynesian Islands of Samoa and Tonga. *Gene* 492: 339 – 348.
- Misawa, S, Ohno, N, Ishimoto, G, & Omoto, K (1974) The Distribution of Genetic Markers in Blood Samples from Okinawa, the Ryukyus. I. The Distribution of Red Cell Antigen Groups in Ishigaki Island. *J. Anthropol. Soc. Nippon* 82(2): 135 – 143.
- Mishmar, D, Ruiz-Pesini, E, Golik, P, Macaulay, V, Clark, AG, Hosseini, S, Brandon, M, Easley, K, Chen, E, Brown, MD, Sukernik, RI, Olckers, A, & Wallace, DC (2003) Natural selection shaped regional mtDNA variation in humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 100(1): 171 – 176.
- Mizuki, N, Ohno, S, Ando, H, Sato, T, Imanishi, T, Gojobori, T, Ishihara, M, Goto, K, Ota, M, Geng, Z, Geng, L, Li, G, & Inoko, H (1998) Major histocompatibility complex class II alleles in an Uyghur

- population in the Silk Route of Northwest China. *Tissue Antigens* 51(3): 287 – 292.
- Mizuki, N, Ohno, S, Ando, H, Sato, T, Imanishi, T, Gojobori, T, Ishihara, M, Ota, M, Geng, Z, Li, G, Kimura, M, & Inoko, H (1997) Major histocompatibility complex class II alleles in Kazak and Han populations in the Silk Route of northwestern China. *Tissue Antigens* 50(5): 527 – 534.
- Modiano, D, Luoni, G, Petrarca, V, Sirima, BS, de Luca, M, Simporé, J, Coluzzi, M, Bodmer, JG, & Modiano, G (2001) HLA class I in three West African ethnic groups: genetic distances from sub-Saharan and Caucasoid populations. *Tissue Antigens* 57(2): 128 – 137.
- Mörseburg, A, pagani, L, Ricaut, FX, Yngvadottir, B, Harney, E, Castilho, C, Hoogervorst, T, Antao, T, Kusuma, P, Brucato, N, Cardona, A, Pierron, D, Letellier, T, Wee, J, Abdullah, S, Metspalu, M, & Kivisild, T (2016) Multi-layered population structure in Island Southeast Asia. *Eur. J. Hum. Genet.* 24(11): 1605 – 1611.
- Mohyuddin, A (2005) HLA analysis of the Parsi (Zoroastrian) population in Pakistan. *Tissue Antigens* 66(6): 691 – 695.
- Mohyuddin, A, Ayub, Q, Khaliq, S, Mansoor, A, Mazhar, K, Rehman, S, & Mehdi, SQ (2002) HLA polymorphism in six ethnic groups from Pakistan. *Tissue Antigens* 59(6): 492 – 501.
- Mona, S, Grunz, KE, Brauer, S, Pakendorf, B, Castri, L, Sudoyo, H, Marzui, S, Barnes, RH, Schmidtke, J, Stoneking, M, & Kayser, M (2009) Genetic Admixture History of Eastern Indonesia as Revealed by Y-Chromosome and Mitochondrial DNA Analysis. *Mol. Biol. Evol.* 26(8): 1865 – 1877.
- Mona, S, Tommaseo-Ponzetta, M, Brauer, S, Sudoyo, H, Marzuki, S, & Kayser, M (2007) Patterns of Y-Chromosome Diversity Intersect with the Trans-New Guinea Hypothesis. *Mol. Biol. Evol.* 24(11): 2546 – 2555.
- Monmonier, MS (1973) Maximum-Difference Barriers: An Alternative Numerical Regionalization Method. *Geogr. Anal.* 5(3): 245 – 261.
- Monsalve, MV, Edin, G, & Devine, DV (1998) Analysis of HLA Class I and Class II in Na-Dene and Amerindian Populations from British Columbia, Canada. *Hum. Immunol.* 59(1): 48 – 55.
- Moodie, PM, Booth, PB, & Sanford, R (1969) The Nus - A Genetic Survey of Tench Islanders. *Archaeol. Phys. Anthropol. Oceania* 4(2): 129 – 143.
- Moore, EF (1959) The shortest path through a maze. In: Aiken, H (ed.) *Proceedings of an International Symposium on the Theory of Switching*, 2 – 5 April 1957. Part II. Harvard University Press, Cambridge: 285 – 292.
- Moreno-Mayar, JV, Rasmussen, S, Seguin-Orlando, A, Rasmussen, M, Liang, M, Flåm, ST, Lie, BA, Gilfillan, GD, Nielsen, R, Thorsby, E, Willerslev, E, & Malaspina, AS (2014) Genome-wide Ance-

- stry Patterns in Rapanui Suggest Pre-European Admixture with Native Americans. *Curr. Biol.* 24(21): 2518 – 2525.
- Morris, AB, Graham, CH, Soltis, DE, & Soltis, PS (2010) Reassessment of phylogeographical structure in an eastern North American tree using Monmonier's algorithm and ecological niche modelling. *J. Biogeogr.* 37(9): 1657 – 1667.
- Morris, HS (1993) Melanau. In: Hockings, P (ed.) *Encyclopedia of World Cultures*. Vol. 5: East and Southeast Asia. GK Hall & Co., New York: 177 – 181.
- Morton, NE (1973) Kinship and population structure. In: Morton, NE (ed.) *Genetic Structure of Populations*. University Press of Hawaii, Honolulu: 76 – 79.
- Morton, NE, & Yamamoto, M (1973) Blood Groups and Haptoglobins in the Eastern Carolines. *Am. J. Phys. Anthropol.* 38(3): 695 – 698.
- Moscoso, J, Crawford, MH, Vicario, JL, Zlojutro, M, Serrano-Vela, JL, Reguera, R, & Arnaiz-Villena, A (2008) HLA genes of Aleutian Islanders living between Alaska (USA) and Kamchatka (Russia) suggest a possible southern Siberia origin. *Mol. Immunol.* 45(4): 1018 – 1026.
- Mourant, AE, Kopeć, AC, Ikin EW, Lehmann, H, Bowen-Simpkins, P, Fergusson, ILC, Heller, MD, Jones, RD, & Roberst, IAM (1974) The blood groups and haemoglobins of the Kunama and Baria of Eritrea, Ethiopia. *Ann. Hum. Biol.* 1(4): 383 – 392.
- Munkhbat, B, Sato, T, Hagihara, M, Sato, K, Kimura, A, Munkhtuvshin, N, & Tsuji, K (1997) Molecular analysis of HLA polymorphism in Khoton-Mongolians. *Tissue Antigens* 50(2): 124 – 134.
- Murdock, GP (1967) *Ethnographic Atlas: A Summary*. *Ethnology* 6(2): 109 – 236.
- Muro, M, Marín, L, Torío, A, Moya-Quiles, MR, Minguela, A, Rosique-Roman, J, Sanchis, MJ, Garcia-Catayud, M, García-Alonso, AM, & Álvarez-López, MR (2001) HLA Polymorphism in the Murcia Population (Spain): In the Cradle of the Archaeologic Iberians. *Hum. Immunol.* 62(9): 910 – 921.
- Murray-McIntosh, RP, Scrimshaw, BJ, Hatfield, PJ, & Penny, D (1998) Testing migration patterns and estimating founding population size in Polynesia by using human mtDNA sequences. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 95(15): 9047 – 9052.
- Nachman, SR (1991) Nissan. In: Hays, TE (ed.) *Encyclopedia of World Cultures*. Vol. 2: Oceania. GK Hall & Co., New York: 248 – 251.
- Nagle, N, Ballantyne, KN, van Oven, M, Tyler-Smith, C, Xue, Y, Wilcox, S, Wilcox, L, Turkalov, R, van Oorschot, RAH, van Holst Pellekaan, S, Schurr, G, McAllister, P, Williams, L, Kayser, M, Mitchell, RJ, & The Genographic Consortium (2016) Mitochondrial DNA diversity of present-day Aboriginal Australians and implications for human evolution in Oceania. *J. Hum. Genet.* 62(3): 343 – 353.

- Nagy, M, Zimdahl, H, Krueger, C, & Anders, P (1997) Are the Trobrianders emigrants of South-East Asia? In: Fan, L, Chen, D, Guo, S, & Tian, D (ed.) 12th International Histocompatibility Workshop Anthropology regional report: Asia-China: 185 – 188.
- Naidu, JM, & Veerajulu, P (1982) Blood Groups Among Brahmin and Kamma Caste Populations of Coastal Andhra Pradesh. *Am. J. Phys. Anthropol.* 58(2): 197 – 199.
- Nei, M (1973) Analysis of Gene Diversity in Subdivided Populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 70(12): 3321 – 3323.
- Nei, M (1978) Estimation of Average Heterozygosity and Genetic Distance from a Small Number of Individuals. *Genetics* 89(3): 583 – 590.
- Nei, M, Maruyama, T, & Chakraborty, R (1975) The Bottleneck Effect and Genetic Variability in Populations. *Evolution* 29(1): 1 – 10.
- Nelder, JA, & Mead, R (1965) A simplex method for function minimization. *Comput. J.* 7(4): 308 – 313.
- Nemeskéri, J, Harsányi, L, & Acsádi, G (1960) Methoden zur Diagnose des Lebensalters von Skelettfunden. *Anthropol. Anz.* 24(1): 70 – 95.
- Nicholas, H (1892) Genealogies and Historical Notes from Rarotonga. Part I. *J. Polynesian Soc.* 1(1): 20 – 29.
- Nijenhuis, LE (1963) Blood Group Frequencies and Haemoglobin Types in Tibetans and Nepalese. *Vox Sang.* 8(5): 622 – 626.
- Nijenhuis, LE, & de Vries, JL (1960) Blood Group Frequencies in New Guinea. III. Blood Groups of the Nimboran Papuans. *Am. J. Phys. Anthropol.* 18(3): 193 – 196.
- Nijenhuis, LE, & van der Hoeven, JA (1956) Blood Group Frequencies in Papuans from Biak (Isles of Schouten). *Vox Sanguinis* 1(4): 241 – 249.
- Nijenhuis, LE, Bekkers, T, & de Vries, JL (1960) Blood Group Frequencies in New Guinea. II. The Blood Groups of the Asmat Papuans. *Am. J. Phys. Anthropol.* 18(3): 189 – 191.
- Nijenhuis, LE, van der Gugten, AC, den Butter, H, & Doeland, JW (1966) Blood Group Frequencies in Northern West New Guinea (West Irian). *Am. J. Hum. Genet.* 18(1): 39 – 56.
- Norman, PJ, Hollenbach, JA, Nemat-Gorgani, N, Guethlein, LA, Hilton, HG, Pando, MJ, Koram, KA, Riley, EM, Abi-Rached, L, & Parham, P (2013) Co-evolution of Human Leukocyte Antigen (HLA) Class I Ligands with Killer-Cell Immunoglobulin-Like Receptors (KIR) in a Genetically Diverse Population of Sub-Saharan Africans. *PloS Genet.* 9(10): e1003938.
- Nunn, P (2007) Echoes from a distance: Research into the Lapita occupation of the Rove Peninsula, Southwest Viti Levu, Fiji. In: Bedford, S, Sand, C, & Connaughton, SP (ed.) *Oceanic Explorations: Lapita and Western Pacific Settlement.* *Terra Australis* 26: 163 – 176.

- Nunn, PD (1999) Lapita pottery from Moturiki island, Central Fiji. *Archaeology in New Zealand* 42: 309 – 313.
- Nunn, P, & Matararaba, S (2000) New finds of Lapita pottery in northeast Fiji. *Archaeol. Ocean.* 35(2): 92 – 93.
- Nunn, PD, Ishimura, T, Dickinson, W, Katayama, K, Thomas, F, Kumar, R, Matararaba, S, Davidson, J, & Worthy, T (2007) The Lapita occupation of Naitabala, Moturiki Island, Central Fiji. *Asian Perspect.* 46(1): 96 – 132.
- Nunn, PD, Kumar, R, Matararaba, S, Ishimura, T, Seeto, J, Rayawa, S, Kuruyawa, S, Nasila, A, Oloni, B, Ram, AR, Saunivalu, P, Singh, P, & Tegu, E (2004) Early Lapita settlement sites at Bourewa, southwest Viti Levu Island, Fiji. *Archaeol. Ocean.* 39(3): 139 – 143.
- Nunn, PD, Matararaba, S, Ishimura, T, Kumar, R, & Nakoro, E (2005) Reconstructing the Lapita-era geography of northern Fiji: a newly-discovered Lapita site on Yadua Island and its implications. *New Zealand Journal of Archaeology* 26: 41 – 55.
- O'Connell, JF, & Allen, J (2015) The process, biotic impact, and global implications of the human colonization of Sahul about 47,000 years ago. *J. Archaeol. Sci.* 56: 73 – 84.
- O'Day, SJ, O'Day, P, & Steadman, D (2004) Defining the Lau Context: Recent findings on Nayau, Lau Islands, Fiji. *New Zealand Journal of Archaeology* 25: 31 – 56.
- O'Shaughnessy, DF, Hill, AVS, Bowden, DK, Weatherall, DJ, & Clegg, JB (1990) Globin Genes in Micronesia: Origins and Affinities of Pacific Island Peoples. *Am. J. Hum. Genet.* 46(1): 144 – 155.
- Oden, NL, & Sokal, RR (1986) Directional Autocorrelation: An Extension of Spatial Correlograms to Two Dimensions. *Syst. Zool.* 35(4): 608 – 617.
- Ogata, S, Shi, L, Matsushita, M, Yu, L, Huang, XQ, Shi, L, Sun, H, Ohashi, J, Muramatsu, M, Tokunaga, K, & Chu, JY (2007) Polymorphisms of human leucocyte antigen genes in Maonan people in China. *Tissue Antigens* 69(2): 154 – 160.
- Ohashi, J, Yoshida, M, Ohtsuka, R, Nakazawa, M, Juji, T, & Tokunaga, K (2000) Analysis of HLA-DRB1 Polymorphism in the Gidra of Papua New Guinea. *Hum. Biol.* 72(2): 337 – 347.
- Oota, H, Settheetham-Ishida, W, Tiwawch, D, Ishida, T, & Stoneking, M (2001) Human mtDNA and Y-chromosome variation is correlated with matrilineal versus patrilineal residence. *Nat. Genet.* 29(1): 20 – 21.
- Oppenheimer, S (2009) The great arc of dispersal of modern humans: Africa to Australia. *Quat. Int.* 202(1 – 2): 2 – 13.
- Oppenheimer, SJ, & Richards, M (2001) Slow boat to Melanesia? *Nature* 410(6825): 166 – 167.
- Otterbein, KF (1963) Marquesan Polyandry. *J. Marriage Fam.* 25(2): 155 – 159.

- Palmer, B (1966) Lapita style potsherds from Fiji. *J. Polynesian Soc.* 75(3): 373 – 377.
- Pálsson, JOP, Walter, H, & Bajatzadeh (1970) Sero-Genetical Studies in Ireland. *Hum. Hered.* 20(2): 231 – 239.
- Pan, D, Huang, H, Liu, Z, Chen, W, Lin, J, Hong, T, Chen, R, Wu, W, & Anlong, X (2001) PCR-RFLP polymorphism of HLA-DQA1 in Yichu of north Yunnan Province and compared with other Chinese groups. *Chin J. Immunol.* 17(1): 20 – 23.
- Pan, QQ, Su, F, Yan, WX, Xing, Z, Meng, P, Chengya, W, & Jie, S (2011) Distribution of human leucocyte antigen-A, -B and -DR alleles and haplotypes at high resolution in the population from Jiangsu province of China. *Int. J. Immunogenet.* 38(6): 475 – 481.
- Papiha, SS, Roberts, DF, Mukerjee, DP, Singh, SD, & Malhotra, M (1978) A Genetic Survey in the Bhil Tribe of Madhya Pradesh. *Am. J. Phys. Anthropol.* 49(2): 179 – 185.
- Parikh, NP, Baxi, AJ, & Jhala, HI (1969) Blood Groups, Abnormal Haemoglobins and Other Genetical Characters in Three Gujarati-Speaking Groups. *Hum. Hered.* 19(5): 486 – 498.
- Parke, AL (2000) Coastal and inland Lapita sites in Vanua Levu, Fiji. *Achaeol. Ocean.* 35(3): 116 – 119.
- Parks, T, Mirabel, MM, Kado, J, Auckland, K, Nowak, J, Rautanen, A, Mentzer, AJ, Marijon, E, Jouven, X, Perman, ML, Cua, T, Kauwe, JK, Allen, JB, Taylor, H, Robson, KJ, Deane, CM, Steer, AC, Hill, AVS, & Pacific Islands Rheumatic Heart Disease Genetics Network (2017) Association between a common immunoglobulin heavy chain allele and rheumatic heart disease risk in Oceania. *Nat. Commun.* 8(1): 14946.
- Parolín, ML, & Carnese, FR (2009) HLA-DRB1 alleles in four Amerindian populations from Argentina and Paraguay. *Genet. Mol. Biol.* 32(2): 212 – 219.
- Passarino, G, Cavalleri, GL, Lin, AA, Cavalli-Sforza, LL, Børresen-Dale, AL, & Underhill, PA (2002) Different genetic component in the Norwegian population revealed by the analysis of mtDNA and Y chromosome polymorphisms. *Eur. J. Hum. Genet.* 10(9): 521 – 529.
- Patten, MA, & Smith-Patten, BD (2008) Biogeographical boundaries and Monmonier's algorithm: a case study in the northern Neotropics. *J. Biogeogr.* 35(3): 407 – 416.
- Patterson, N, Moorjani, P, Luo, Y, Mallick, S, Rohland, N, Zhan, Y, Genshoreck, T, Webster, T, & Reich, D (2012) Ancient Admixture in Human History. *Genetics* 192(3): 1065 – 1093.
- Pawley, A, & Green, RC (1973) Dating the dispersal of the Oceanic languages. *Ocean. Linguist.* 12(1/2): 1 – 67.
- Pawley, A, & Ross, M (1995) The Prehistory of Oceanic Languages: A Current View. In: Bellwood, P, Fox, JJ, & Tryon, D (ed.) *The*

- Austronesians: Historical and Comparative Perspectives. ANU E Press, Canberra: 43 – 80.
- Peng, MS, Quang, HH, Dang, KP, Trieu AV, Wang, HW, Yao, YG, Kong, QP, & Zhang, YP (2010) Tracing the Austronesian Footprint in Mainland Southeast Asia: A Perspective from Mitochondrial DNA. *Mol. Biol. Evol.* 27(10): 2417 – 2430.
- Penman, BS, Ashby, B, Buckee, CO, & Gupta, S (2013) Pathogen selection drives nonoverlapping associations between HLA loci. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 10(48): 19645 – 19650.
- Pereira, L, Macaulay, V, Torroni, A, Scozzari, R, Prata, MJ, & Amorim, A (2001) Prehistoric and historic traces in the mtDNA of Mozambique: insights into the Bantu expansions and the slave trade. *Ann. Hum. Genet.* 65(5): 439 – 458.
- Pereira, L, Prata, MJ, & Amorim, A (2000) Diversity of mtDNA lineages in Portugal: not a genetic edge of European variation. *Ann. Hum. Genet.* 64(6): 491 – 506.
- Perera, S, Ramos, A, Alvarez, L, Jurado, D, Guardiola, M, Lima, M, Aluja, MP, & Santos, C (2018) Reappraising the human mitochondrial DNA recombination dogma. *bioRxiv*: 304535.
- Perez, SI (2007) Artificial cranial deformation in South America: a geometric morphometrics approximation. *J. Archaeol. Sci.* 34(10): 1649 – 1658.
- Pérez-Miranda, AM, Alfonso-Sánchez, MA, Peña, JA, & Calderón, R (2003) HLA-DQA1 polymorphism in autochthonous Basques from Navarre (Spain): Genetic position within European and Mediterranean scopes. *Tissue Antigens* 61(6): 465 – 474.
- Petchey, F, Spriggs, M, Bedford, S, Valentin, F, & Buckley, H (2014) Radiocarbon dating of burials from the Teouma Lapita cemetery, Efate, Vanuatu. *J. Archaeol. Sci.* 50: 227 – 242.
- Peter, BM (2016) Admixture, Population Structure, and F-Statistics. *Genetics* 202(4): 1485 – 1501.
- Petrone, A, Battelino, T, Krzysnik, C, Bugawan, T, Erlich, H, Di Mario, U, Pozzilli, P, & Buzzetti, R (2002) Similar incidence of type 1 diabetes in two ethnically different populations (Italy and Slovenia) is sustained by similar HLA susceptible/protective haplotype frequencies. *Tissue Antigens* 60(3): 244 – 253.
- Philippon, G, Martinson, JJ, Rugless, MJ, Moulia-Pelat, JP, Plichart, R, Roux, JF, Martin, PMV, & Clegg, JB (1995)  $\alpha$ -Thalassaemia and globin gene rearrangements in French Polynesia. *Eur. J. Haematol.* 55(3): 171 – 177.
- Picornell, A, Gómez-Barbeito, L, Tomàs, C, Castro, JA, & Ramon, MM (2005) Mitochondrial DNA HRVI Variation in Balearic Populations. *Am. J. Phys. Anthropol.* 128(1): 119 – 130.
- Pickrell, JK, & Pritchard, JK (2012) Inference of Population Splits and Mixtures from Genome-Wide Allele Frequency Data. *PLoS Genet.* 8(11): e1002967.



- Pierson, MJ, Martinez-Arias, R, Holland, BR, Gemmell, NJ, Hurles, ME, & Penny, D (2006) Deciphering Past Human Population Movements in Oceania: Provably Optimal Trees of 127 mtDNA Genomes. *Mol. Biol. Evol.* 23(10): 1966 – 1975.
- Pietrusewsky, M (1990) Craniofacial Variation in Australasian and Pacific Populations. *Am. J. Phys. Anthropol.* 82(3): 319 – 340.
- Pietrusewsky, M (1996) The Physical Anthropology of Polynesia: A Review of Some Cranial and Skeletal Studies. In: Davidson, JM, Irwin, G, Leach, BF, Pawley, A, & Brown, D (ed.) *Oceanic Culture History: Essay in Honour of Roger Green*. New Zealand Journal of Archaeology Special Publication: 343 – 353.
- Pietrusewsky, M (2001) Comment on Terrell, JE, Kelly, KM, & Rainbird, P: Foregone Conclusions? In Search of Papuans and Austronesians. *Curr. Anthropol.* 42(1): 116 – 117.
- Pietrusewsky, M (2006) A multivariate craniometric study of the prehistoric and modern inhabitants of Southeast Asia, East Asia and surrounding regions: a human kaleidoscope? In: Oxenham, M, & Tayles, NG (ed.) *Bioarchaeology Of Southeast Asia*. Cambridge University Press, Cambridge: 59 – 90.
- Pietrusewsky, M (2008a) Craniometric variation in Southeast Asia and neighboring regions: a multivariate analysis of cranial measurements. *Hum. Evol.* 23(1-2): 49 – 86.
- Pietrusewsky, M (2008b) The Modern Inhabitants of Island Southeast Asia: a Craniometric Perspective. In: Indriati, E (ed.) *Proceedings of the International Seminar on Southeast Asian Paleoanthropology: Recent Advances on Southeast Asian Paleoanthropology and Archaeology*: 185 – 201.
- Pietrusewsky, M, & Chang, Cf (2003) Taiwan Aborigines and Peoples of the Pacific-Asia Region: Multivariate Craniometric Comparisons. *Anthropol. Sci.* 111(3): 293 – 332.
- Pietrusewsky, M, Buckley, H, Anson, D, & Douglas, MT (2014) Polynesian Origins: a biodistance study of mandibles from the Late Lapita site of Reber-Rakival (SAC), Watom Island, Bismarck Archipelago. *J. Pacific Archaeol.* 5(1): 1 – 20.
- Pietrusewsky, M, Lauer, A, Tsang, CH, Li, KT, & Douglas, MT (2016) A biodistance analysis mandibles from Taiwan, Asia, and the Pacific: a search for Polynesian origins. In: Pilloud, MA, & Hefner, JT (ed.) *Biological distance analysis: forensic and bioarchaeological perspectives*: 447 – 461.
- Pimthanotai, N, Hurley, CK, Leke, R, Klitz, W, & Johnson, AH (2001) HLA-DR an -DQ polymorphism in Cameroon. *Tissue Antigens* 58(1): 1 – 8.
- Pincus, M (1970) A Monte Carlo method for the approximate solution of certain types of constrained optimization problems. *Oper. Res.* 18(6): 1225 – 1228.

- Plato, CC, & Cruz, M (1967) Blood Group and Haptoglobin Frequencies of the Chamorros of Guam. *Am. J. Hum. Genet.* 19(6): 722 – 731.
- Plato, CC, Rucknagel, DL, & Kurland, LT (1966) Blood Group Investigations on the Carolinians and Chamorros of Saipan. *Am. J. Phys. Anthropol.* 24: 147 – 154.
- Poetsch, M, Wittig, H, Krause, D, & Lignitz, E (2003) Mitochondrial diversity of a northeast German population sample. *Forensic Sci. Int.* 137(2 – 3): 125 – 132.
- Pollitzer, WS, Hartmann, RC, Moore, H, Rosenfield, RE, Smith, H, Hakim, S, Schmidt, PJ, & Leyshon, WC (1962) Blood Types of the Cherokee Indians. *Am. J. Phys. Anthropol.* 20(1): 33 – 43.
- Polunin, I, & Sneah, PHA (1953) Studies of Blood Groups in South-East Asia. *J. R. Anthropol. Inst.* 83(2): 215 – 251.
- Posth, C, Nägele, K, Collieran, H, Valentin, F, Bedford, S, Gray, R, Krause, J, & Powell, A (2019) Response to “Ancient DNA and its contribution to understanding the human history of the Pacific Islands” (Bedford et al. 2018). *Archaeol. Ocean.* 54(1): 57 – 61.
- Posth, C, Nägele, K, Collieran, H, Valentin, F, Bedford, S, Kami, KW, Shing, R, Buckley, H, Kinaston, R, Walworth, M, Clark, GR, Reepmeyer, C, Flexner, J, Maric, T, Moser, J, Gresky, J, Kiko, L, Robson, KJ, Auckland, K, Oppenheimer, SJ, Hill, AVS, Mentzer, AJ, Zech, J, Petchey, F, Roberts, P, Jeong, C, Gray, RD, Krause, J, & Powell, A (2018) Language continuity despite population replacement in Remote Oceania. *Nat. Ecol. Evol.* 2(4): 731 – 740.
- Poulsen, J (1987) Early Tongan Prehistory. *Terra Australis* 12. Department of Prehistory, Research School of Pacific Studies, Australian National University, Canberra: 307.
- Pritchard, JK, Stephens, M, & Donnelly, P (2000) Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics* 155(2): 945 – 959.
- Prugnolle, F, Manica, A, Charpentier, M, Guégan, JF, Guernier, V, & Balloux, F (2005a) Pathogen-Driven Selection and Worldwide HLA Class I Diversity. *Curr. Biol.* 15(11): 1022 – 1027.
- Prugnolle, F, Manica, A, & Balloux, F (2005b) Geography predicts neutral genetic diversity of human populations. *Curr. Biol.* 15(5): R159 – R160.
- Pugach, I, Duggan, AT, Merriwether, DA, Friedlaender, FR, Friedlaender, JS, & Stoneking, M (2018) The Gateway from Near into Remote Oceania: New Insights from Genome-Wide Data. *Mol. Biol. Evol.* 35(4): 871 – 886.
- Pugach, I, Hübner, A, Hung, Hc, Meyer, M, Carson, MT, & Stoneking, M (2021) Ancient DNA from Guam and the peopling of the Pacific. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 118(1): e2022112118.

- Qian, XQ, Yin, CY, Ji, Q, Li, K, Fan, HT, Yu, YF, Bu, FL, Hu, LL, Wang, JW, Mu, HF, Haigh, S, & Chen, F (2015) Mutation rate analysis at 19 autosomal microsatellites. *Electrophoresis* 36(14): 1633 – 1639.
- Qutob, N, Balloux, F, Raj, T, Liu, H, de Procé, SM, Trowsdale, J, & Manica, A (2012) Signatures of historical demography and pathogen richness on MHC class I genes. *Immunogenet.* 64(3): 165 – 175.
- Race, RR, & Sanger, R (1975) *Blood Groups in Man*. 6th edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 659 pp.
- Rainbird, P (1994) Prehistory in the northwest tropical Pacific: The Caroline, Mariana, and Marshall Islands. *J. World Prehist.* 8(3): 293 – 349.
- Rajeswari, DN, Selvaraj, P, Raghavan, S, Jawahar, MS, & Narayanan, PR (2007) Influence of HLA-DR2 on perforin-positive cells in pulmonary tuberculosis. *Int. J. Immunogenet.* 34(5): 379 – 384.
- Ramachandran, S, Desphande, O, Roseman, CC, Rosenberg, NA, Feldman, MW, & Cafalli-Sforza, LL (2005) Support from the relationship of genetic and geographic distance in human populations for a serial founder effect originating in Africa. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 102(44): 15942 – 15947.
- Rando, JC, Pinto, F, González, AM, Hernández, M, Larruga, JM, Cabrera, VM, & Bandelt, HJ (1998) Mitochondrial DNA analysis of Northwest African populations reveals genetic exchange with European, Near-Eastern, and sub-Saharan populations. *Ann. Hum. Genet.* 62(6): 531 – 550.
- Ranke, J (1883) Verständigung über ein gemeinsames craniometrisches Verfahren. *Correspondenz-Blatt der deutschen Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte* 14(1): 1 – 8.
- Redd, AJ, Takezaki, N, Sherry, ST, MacGarvey, ST, Sofro, ASM, & Stoneking, M (1995) Evolutionary History of the COII/tRNA<sup>Lys</sup> Intergenic 9 Base Pair Deletion in Human Mitochondrial DNAs from the Pacific. *Mol. Biol. Evol.* 12(4): 604 – 615.
- Reich, D, Patterson, N, Kircher, M, Delfin, F, Nandineni, MR, Pugach, I, Ko, AMS, Ko, YC, Jinam, TA, Phipps, ME, Saitou, N, Wollstein, A, Kayser, M, Pääbo, S, & Stoneking, M (2011) Denisova Admixture and the First Modern Human Dispersal into Southeast Asia and Oceania. *Am. J. Hum. Genet.* 89(4): 516 – 528.
- Reich, D, Thangaraj, K, Patterson, N, Price, AL, & Singh, L (2009) Reconstructing Indian Population History. *Nature* 461(7263): 489 – 494.
- Relethford, JH (2001) Global Analysis of Regional Differences in Craniometric Diversity and Population Substructure. *Hum. Biol.* 73(5): 629 – 636.
- Relethford, JH (2004) Global Patterns of Isolation by Distance Based on Genetic and Morphological Data. *Hum. Biol.* 76(4): 499 – 513.

- Relethford, JH (2010) Population-Specific Deviations of Global Human Craniometric Variation From a Neutral Model. *Am. J. Phys. Anthropol.* 142(1): 105 – 111.
- Relethford, JH, & Blangero, J (1990) Detection of Differential Gene Flow from Patterns of Quantitative Variation. *Hum. Biol.* 62(1): 105 – 111.
- Renquin, J, Sanchez-Mazas, A, Halle, L, Rivalland, S, Jaeger, G, Mbayo, K, Bianchi, F, & Kaplan, C (2001) HLA class II polymorphism in Aka Pygmies and Bantu Congolese and a reassessment of HLA-DRB1 African diversity. *Tissue Antigens* 58(4): 211 – 222.
- Reveille, JD, Arnett, FC, Olsen, ML, Moulds, JM, Papasteriades, CA, & Moutsopoulos, HM (1995) HLA-class II alleles and C4 null genes in Greeks with systemic lupus erythematosus. *Tissue Antigens* 46(5): 417 – 421.
- Reyes-Centeno, H, Ghirotto, S, Détroit, F, Grimaud-Hervé, D, Barbuja, G, & Harvati, K (2014) Genomic and cranial phenotype data support multiple modern human dispersals from Africa and a southern route into Asia. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 111(20): 7248 – 7253.
- Richards, M, Oppenheimer, S, & Sykes, B (1998) mtDNA Suggests Polynesian Origins in Eastern Indonesia. *Am. J. Hum. Genet.* 63(4): 1234 – 1236.
- Rieckmann, KH, Kooptzoff, O, & Walsh, RJ (1961) Blood Group and Haemoglobin Values in the Telefolmin Area, New Guinea. *Oceania* 31(4): 296 – 304.
- Rieth, T, & Cochrane, EE (2018) The Chronology of Colonization in Remote Oceania. In: Cochrane, EE, & Hunt, TL (ed.) *The Oxford Handbook of Prehistoric Oceania*: 133 – 161.
- Ringnér, M (2008) What is principal component analysis? *Nat. Biotechnol.* 26(3): 303 – 304.
- Roberts, DF, Creen, CK, & Abeyaratne, KP (1972) Blood Groups of the Sinhalese. *Man* 7(1): 122 – 127.
- Roberts, DF, Evans, M, Ikin, EW, & Mourant, AE (1966) Blood Groups and the Affinities of the Canary Islanders. *Man, New Series* 1(4): 512 – 525.
- Roberts, DF, Ikin, EW, & Mourant, AE (1955) Blood Groups of the Northern Nilotes. *Ann. Hum. Genet.* 20(2): 135 – 154.
- Rønningen, KS, Spurkland, A, Markussen, G, Iwe, T, Vartdal, F, & Thorsby, E (1990) Distribution of HLA Class II Alleles among Norwegian Caucasians. *Hum. Immunol.* 29(4): 275 – 281.
- Roewer, L, Nothnagel, M, Gusmão, L, Gomes, V, González, M, Corach, D, Sala, A, Alechine, E, Palha, T, Santos, N, Ribeiro.dos.Santos, A, Geppert, M, Willuweit, S, Nagy, M, Zweynert, S, Baeta, M, Núñez, C, Martínez.Jarreta, B, González.Andrade, F, Fagundes de Carvalho, E, Aparecida da Silva, D, Builes, JJ, Turbón, D, Parra, AML, Arroyo.Pardo, E, Toscanini, U, Borjas, L, Barlette, C, Ewart, E, Santos, S, & Krawczak, M (2013) Continent-Wide Decoupling of

- Y-Chromosomal Genetic Variation from Language and Geography in Native South Americans. *PLoS Genet.* 9(4): e1003460.
- Rolett, BV (2002) Voyaging and Interaction in Ancient East Polynesia. *Asian Perspect.* 41(2): 182 – 194.
- Rolett, BV, Tianlong, J, & Gongwu, L (2002) Early Seafaring in the Taiwan Strait and the Search for Austronesian Origins. *J. East Asian Archaeol.* 4(1): 307 – 319.
- Roseman, CC, & Weaver, TD (2004) Multivariate Apportionment of Global Human Craniometric Diversity. *Am. J. Phys. Anthropol.* 125(3): 257 – 263.
- Ross, AH, & Williams, S (2008) Testing Repeatability and Error of Coordinate Landmark Data Acquired from Crania. *J. Forensic Sci.* 53(4): 782 – 785.
- Ross, M (2005) The Batanic Languages in Relation to the Early History of the Malayo-Polynesian Subgroup of Austronesian. *J. Aust. Stud.* 1(2): 1 – 24.
- Ross, MD (1988) Proto Oceanic and the Austronesian Languages of Western Melanesia. *Pacific Linguistics Series C* 98: 487 pp.
- Rousseeuw, PJ (1987) Silhouettes: a graphical aid to the interpretation and validation of cluster analysis. *J. Comput. Appl. Math.* 20(1): 53 – 65.
- Rousset, F (1997) Genetic Differentiation and Estimation of Gene Flow from F-Statistics Under Isolation by Distance. *Genetics* 145(4): 1219 – 1228.
- Roye, DM (2014) Evaluating the Effects of Non-Neutral Molecular Markers on Phylogeny Inference. *PLoS One* 9(2): e87428.
- Rubin, DB (1984) Bayesianly justifiable and relevant frequency calculations for the applied statistician. *Ann. Stat.* 12(4): 1151 – 1172.
- Sagart, L (2016) Liangdao Man and Austronesian Origins. *J. Chin. Linguist.* 44(1): 239 – 241.
- Sage, DA, Evans, PR, Cawley, MID, Smith, JL, & Howell, WM (1991) HLA DPB1 Alleles and Susceptibility to Rheumatoid arthritis. *Int. J. Immunogenet.* 18(4): 259 – 263.
- Saha, N, Bayoumi, RA, El Sheikh, FS, Samuel, APW, El Fadil, I, El Hour, IS, Sebai, ZA, & Sabaa, HMA (1980) Some Blood Genetic Markers of Selected Tribes in Western Saudi Arabia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 52(4): 595 – 600.
- Saha, N, Samuel, APW, Omer, A, Ahmed, MA, Hussein, AA, & El Nour Gaddoura (1978) A study of some genetic characteristics of the population of the Sudan. *Ann. Hum. Biol.* 5(6): 569 – 575.
- Saitou, N, & Nei, M (1987) The Neighbor-Joining Method: A New Method for Reconstructing Phylogenetic Trees. *Mol. Biol. Evol.* 4(4): 406 – 425.
- Salem, AH, Badr, FM, Gaballah, ME, & Pääbo, S (1996) The Genetics of Traditional Living: Y-Chromosomal and Mitochondrial Lineages in the Sinai Peninsula. *Am. J. Hum. Genet.* 59(3): 741 – 743.

- Salzano, FM, Gershowitz, H, Junqueira, C, Woodall, JP, Black, FL, & Hierholzer, W (1972) Blood Groups and H-Lea Salivary Secretion of Brazilian Cayapo Indians. *Am. J. Phys. Anthropol.* 36(3): 417 – 425.
- Sanchez-Mazas, A (2006) 13th International Histocompatibility Workshop Anthropology / Human Genetic Diversity Joint Report: HLA genetic differentiation of the 13th IHWC population data relative to worldwide linguistic families. In: Hansen, JA (ed.) *Immunobiology of the Human MHC*. 1. International Histocompatibility Workshop and Conference. Int. Histocompatibility Working Group Press, Seattle: 758 – 766.
- Sanchez-Mazas, A, Černý, V, Di, D, Buhler, S, Podgorná, E, Chevallier, E, Brunet, L, Weber, S, Kervaire, B, Testi, M, Andreani, M, Tiercy, JM, Villard, J, & Nunes, JM (2017) The HLA-B landscape of Africa: Signatures of pathogen-driven selection and molecular identification of candidate alleles to malaria protection. *Mol. Ecol.* 26(22): 6238 – 6252.
- Sanchez-Mazas, A, Steiner, QG, Grundschober, C, & Tiercy, JM (2000) The molecular determination of HLA-Cw alleles in the Mandenka (West Africa) reveals a close genetic relationship between Africans and Europeans. *Tissue Antigens* 56(4): 303 – 312.
- Sánchez-Velasco, P, & Leyva-Cobián, F (2001) The HLA class I and class II allele frequencies studied at the DNA level in the Svanetian population (Upper Caucasus) and their relationships to Western European populations. *Tissue Antigens* 58(4): 223 – 233.
- Sanchez-Velasco, P, Gomez-Casado, E, Martinez-Laso, J, Moscoso, J, Zamora, J, Lowy, E, Silvera, C, Cemborain, A, & Leyva-Cobián, F (2003) HLA alleles in isolated populations from North Spain: Origin of the Basques and the ancient Iberians. *Tissue Antigens* 61(5): 384 – 392.
- Sand, C (1993) Données archéologiques et géomorphologiques du site ancien d'Asipani, Futuna (Polynésie occidentale). *Journal de la Société des Océanistes* 96(2): 117 – 144.
- Sand, C (1994) Entre mer et montagne. Inventaire archéologique de la Commune de Païta (Province Sud). *Les Cahiers de l'Archéologie en Nouvelle-Calédonie* 4. Nouméa.
- Sand, C (1996) Le début du peuplement austronésien de la Nouvelle Calédonie. Données archéologiques récentes. *Les Cahiers de l'Archéologie en Nouvelle-Calédonie* 6, Nouméa.
- Sand, C (1998a) Recent Archaeological Research in the Loyalty Islands of New Caledonia. *Asian Perspect.* 37(2): 194 – 223.
- Sand, C (1998b) Archaeological research on Uvea Island, Western Polynesia. *New Zealand Journal of Archaeology* 18: 91 – 123.
- Sand, C (1999) The beginning of Southern Melanesian Prehistory: Excavation at the St Maurice-Vatcha Lapita site, New Caledonia. *J. Field Archaeol.* 26(3): 307 – 323.

- Sand, C (2006) Le Lapita Calédonien. Archéologie d'un premier peuplement insulaire océanien. Habilitation, EHESS Paris.
- Sand, C, & Outecho, A (1992) Bwede ko-tchon tchuvan-vare kein (des rivières déviées par les ancêtres). Premier inventaire archéologique de la commune de Yaté, province Sud de la Nouvelle-Calédonie. Les Cahiers de l'Archéologie en Nouvelle-Calédonie 1. Nouméa.
- Sand, C, & Outecho, A (1994) Fouilles archéologiques de sauvetage sur le sites STY007 de Pwekina (Commune de Yaté). Bulletin de la Société des Etudes Mélanésiennes 29: 17 – 29.
- Sand, C, Bole, J, Outecho, A, & Baret, D (2000) Recherches archéologiques sur le site Lapita de Goro (Yaté, Province Sud). Département Archéologie du Service des Musées et du Patrimoine de Nouvelle-Calédonie, Nouméa.
- Sand, C, Bole, J, & Outecho, A (1999a) Fichier d'inventaire des sites archéologiques et traditionnels de la Province des îles loyauté: programme 1992 – 1997. Département Archéologie du Service des Musées et du patrimoine de Nouvelle-Calédonie, Nouméa.
- Sand, S, Valentin, F, Sorovi-Vunidilo, T, Bole, J, Outecho, A, Matararaba, S, Naucabalavu, J, Baret, D, & Lagarde, L (1999b) Cikobia-I-Ra. Archaeology of a Fijian Island. Les cahiers de l'archéologie en Nouvelle-Caledonie 9. Nouméa.
- Sand, C, Bole, J, Outecho, A, & Baret, D (2001) Nouvelles données sur le Lapita en Province Nord (Nouvelle-Calédonie). Département Archéologie du Service des Musées et du Patrimoine de Nouvelle-Calédonie, Nouméa.
- Santos, C, Lima, M, Montiel, R, Angles, N, Pires, L, Abade, A, & Aluja, P (2003) Genetic Structure and Origin of Peopling in The Azores Islands (Portugal): The View from mtDNA. Ann. Hum. Genet. 67(5): 433 – 456.
- Scaglione, R (2005) Kumara in the Ecuadorian gulf of Guayaquil? In: Ballard, C, Brown, P, Bourke, RM, & Harwood, T (ed.) The sweet potato in Oceania: A reappraisal: 35 – 42.
- Scaglione, R, & Cordero, MA (2011) Did Ancient Polynesians Reach the New World? Evaluating Evidence from the Ecuadorian Gulf of Guayaquil. In: Jones, TL, Storey, AA, Matisoo-Smith, EA, & Ramírez-Aliaga, JM (ed.) Polynesians in America. Pre-Columbian Contacts with the New World: 171 – 193.
- Scheinfeldt, L, Friedlaender, F, Friedlaender, J, Latham, K, Koki, G, Karafet, T, Hammer, M, & Lorenz, J (2006) Unexpected NRY Chromosome Variation in Northern Island Melanesia. Mol. Biol. Evol. 23(8): 1628 – 1641.
- Schlebusch, CM, Günther, T, Sjödin, P, Coutinho, A, Edlund, H, Munter, AR, Vicente, M, Steyn, M, Soodyall, H, Lombard, M, & Jakobsson, M (2017) Southern African ancient genomes estimat-

- te modern human divergence to 350,000 to 260,000 years ago. *Science* 358(6363): 652 – 655.
- Schluter, D, Price, T, Mooers, AØ, & Ludwig, D (1997) Likelihood of Ancestor States in Adaptive Radiation. *Evolution* 51(6): 1699 – 1711.
- Schmidt, AF, & Finan, C (2018) Linear regression and the normality assumption. *J. Clin. Epidemiol.* 98: 146 – 151.
- Scholes, C, Siddle, K, Ducoumeau, A, Crivellaro, F, Järve, M, Rootsi, S, Bellatti, M, Tabbada, K, Mormina, M, Reidla, M, Villems, R, Kivisild, T, Lahr, MM, Migliano, AB (2011) Genetic Diversity and Evidence for Population Admixture in Batak Negritos from Palawan. *Am. J. Phys. Anthropol.* 146: 62 – 72.
- Schütz, D (2013) Untersuchung pazifischer Migrationsdynamiken im Kontext der Polynesischen Expansion. Masterarbeit, Christian-Albrechts-Universität, Kiel: 74 pp.
- Schütz, DA (2018) A new method for estimating migration distances using landscape topography. *Bull. Soc. Suisse Anthropol.* 23(1 – 2): 3 – 9.
- Schurr, TG, Sukernik, RI, Starikovskaya, YB, & Wallace, DC (1999) Mitochondrial DNA Variation in Koryaks and Itel'men: Population Replacement in the Okhotsk Sea-Bering Sea Region During the Neolithic. *Am. J. Phys. Anthropol.* 108(1): 1 – 39.
- Secher, JJ, Darvann, TA, & Pinholt, EM (2017) Accuracy and reproducibility of the DAVID SLS-2 scanner in three-dimensional facial imaging. *J. Cranio-Maxill. Surg.* 45(10): 1662 – 1670.
- Semah, AM, & Galipaud, JC (1992) La fouille du site LAPITA de Patho (île de Maré, Nouvelle-Calédonie). Rapport d'activités, Sciences Sociales, Archéologie 5. ORSTOM, Nouméa.
- Serjeantson, SW, Kirk, RL, & Booth, PB (1983) Linguistic and Genetic Differentiation in New Guinea. *J. Hum. Evol.* 12(1): 77 – 92.
- Serjeantson, SW, Ryan, DP, & Thompson, AR (1982) The Colonization of the Pacific: The Story According to Human Leukocyte Antigens. *Am. J. Hum. Genet.* 34(6): 904 – 918.
- Seielstad, MT, Minch, E, & Cavalli-Sforza, LL (1998) Genetic evidence for a higher female migration rate in humans. *Nat. Genet.* 20(3): 278 – 280.
- Setianingsih, I, Harahap, A, & Nainggolan, IM (2003) Alpha Thalassemia in Indonesia: Phenotypes and Molecular Defects. In: Marzuki, S, Verhoef, J, & Snippe, H (ed.) *Tropical Diseases. From Molecule to Bedside. Advances in Experimental Medicine and Biology* 531. Springer, New York: 47 – 56.
- Severson, LD, Crews, DE, & Lang, RW (1997) Application of SSP/ARMS to HLA class I loci in Samoans. In: Fan, L, Chen, D, Guo, S, & Tian, D (ed.) *12th International Histocompatibility Workshop Anthropology regional report: Asia-China*: 170 – 172.



- Sharma, R, Kumar, B, Arora, R, Ahlawat, S, Mishra, AK, & Tantia, MS (2016) Genetic diversity estimates point to immediate efforts for conserving the endangered Tibetan sheep of India. *Meta Gene* 8: 14 – 20.
- Shaw, CK, Chen, LL, Lee, A, & Lee, TD (1999) Distribution of HLA gene and haplotype frequencies in Taiwan: a comparative study among Min-nan, Hakka, Aborigines and Mainland Chinese. *Tissue Antigens* 53(1): 51 – 64.
- Shen, CM, Zhu, BF, Ye, SH, Liu, ML, Yang, G, Liu, S, Qin, HX, Zhang, HD, Lucas, R, & Li, SB (2010) Allelic diversity and haplotype structure of HLA loci in the Chinese Han population living in the Guanzhong region of the Shaanxi province. *Hum. Immunol.* 71(6): 627 – 633.
- Shi, L, Ogata, S, Yu, JK, Ohashi, J, Yu, L, Shi, L, Sun, H, Lin, K, Huang, XQ, Matsushita, M, Horai, S, Muramatsu, M, Chu, JY, & Tokunaga, K (2008) Distribution of HLA alleles and haplotypes in Jinuo and Wa populations in Southwest China. *Hum. Immunol.* 69(1): 58 – 65.
- Shi, L, Shi, L, Yao, YF, Matsushita, M, Yu, L, Huang, XQ, Yi, W, Oka, T, Tokunaga, K, Chu, JY (2010a) Genetic link among Hani, Bulang and other Southeast Asian populations: evidence from HLA-A, -B, -C, -DRB1 genes and haplotypes distribution. *Int. J. Immunogenet.* 37(6): 467 – 475.
- Shi, L, Xu, SB, Ohashi, J, Sun, H, Yu, JK, Huang, Q, Tao, YF, Yu, L, Horai, S, Chu, JY, & Tokunaga, K (2006) HLA-A, HLA-B, and HLA-DRB1 alleles and haplotypes in Naxi and Han populations in southwestern China (Yunnan province). *Tissue Antigens* 67(1): 38 – 44.
- Shi, L, Yao, YF, Shi, L, Matsushita, M, Yu, L, Lin, QK, Tao, YF, Oka, T, Chu, JY, & Tokunaga, K (2010b) HLA alleles and haplotypes distribution in Dai population in Yunnan province, Southwest China. *Tissue Antigens* 75(2): 159 – 165.
- Shawe-Taylor, J, & Cristianini, N (2004) *Kernel Methods for Pattern Analysis*. Cambridge University Press, Cambridge: 462 pp.
- Sheppard, PJ, & Walter, R (2006) A revised model of Solomon Islands culture history. *J. Polynesian Soc.* 115(1): 47 – 76.
- Sigurðardóttir, S, Helgason, A, Gulcher, JR, Stefansson, K, & Donnelly, P (2000) The Mutation Rate in the Human mtDNA Control Region. *Am. J. Hum. Genet.* 66(5): 1599 – 1609.
- Simmons, RT (1962) Blood group genes in Polynesians and comparisons with other Pacific peoples. *Oceania* 32(3): 198 – 210.
- Simmons, RT, & Cooke, DR (1969) *Population Genetic Studies in Australian Aborigines of the Northern Territory. Blood Group Genetic Studies in the Malag of Elcho Island.* *Archaeol. Phys. Anthropol. Oceania.* 4(3): 252 – 259.

- Simmons, RT, & Gajdusek, DC (1966) A Blood Group Genetic Survey of Children of Bellona and Rennell Islands (B.S.I.P.) and Certain Northern New Hebridean Islands. *Archaeol. Phys. Anthropol. Oceania* 1(2): 155 – 174.
- Simmons, RT, & Graydon, JJ (1957) A Blood Group Genetical Survey in Eastern and Central Polynesians. *Am. J. Phys. Anthropol.* 15(3): 357 – 366.
- Simmons, RT, Gajdusek, DC, & Nicholson, MK (1967) Blood Group Genetic Variations in Inhabitants of West New Guinea, with a Map of the Villages and Linguistic Groups of South West New Guinea. *Am. J. Phys. Anthropol.* 27(3): 277 – 302.
- Simmons, RT, Graydon, JJ, & Semple, NM (1953) A Collaborative Genetical Survey in Ainu: Hidaka, Island of Hokkaido. *Am. J. Phys. Anthropol.* 11(1): 47 – 82.
- Simmons, RT, Graydon, JJ, & Semple, NM (1954a) A Blood Group Genetical Survey in New Hebrideans at Efate. *Med. J. Australia* 1(15): 547 – 551.
- Simmons, RT, Graydon, JJ, & Semple, NM (1954b) A Blood Group Genetical Survey in Australian Aborigines. *Am. J. Phys. Anthropol.* 12(4): 599 – 606.
- Simmons, RT, Graydon, JJ, & Tindale, NB (1964b) Further Blood Group Genetical Studies on Australian Aborigines of Bentinck, Mornington and Forsyth Islands and the Mainland, Gulf of Carpentaria, together with Frequencies for Natives of the Western Desert, Western Australia. *Oceania* 35(1): 66 – 80.
- Simmons, RT, Graydon, JJ, Champness, LT, & Gajdusek, DC (1964a) Blood Group Gene Frequencies in Natives of Cape Gloucester, Western New Britain, and the Gazelle Peninsula, Eastern New Britain. *Am. J. Phys. Anthropol.* 22(1): 5 – 14.
- Simmons, RT, Graydon, JJ, Curtain, CC, & Baumgarten, A (1968) Blood Group Genetic Studies in Laiagam, and Mt. Hagen (Iepers), New Guinea. *Archaeol. Phys. Anthropol. Oceania* 3(1): 49 – 54.
- Simmons, RT, Graydon, JJ, Gajdusek, DC, Alpers, MP, & Hornabrook, RW (1972) Genetic Studies in Relation to Kuru. II. Blood-Group Genetic Patterns in Kuru patients and Populations of the Eastern Highlands of New Guinea. *Am. J. Hum. Genet.* 24(6–2): S39 – S71.
- Simmons, RT, Graydon, JJ, Gajdusek, DC, Brown, P, & Riesenbergs, SH (1965a) Blood Group Genetic Variation in Natives of the Caroline Islands and in Other Parts of Micronesia. *Oceania* 36(2): 132 – 170.
- Simmons, RT, Graydon, JJ, Gajdusek, DC, Schofield, FD, & Parkinson, AD (1965b) Blood Group Genetic Data from the Maprik Area of the Sepik District, New Guinea. *Oceania* 35(3): 218 – 232.
- Simmons, RT, Graydon, JJ, Semple, NM, & Swindler, DR (1956) A Blood Group Genetical Survey in West Nakanai, New Britain. *Am. J. Phys. Anthropol.* 14(2): 275 – 286.

- Simmons, RT, Graydon, JS, Semple, NM, Birdsell, JB, Milbourne, JD, & Lee, JR (1952) A Collaborative Genetical Survey in Marshall Islanders. *Am. J. Phys. Anthropol.* 10(1): 31 – 54.
- Sinnett, P, Blake, NM, Kirk, RL, Lai, YC, & Walsh, RJ (1970) Blood, Serum Protein and Enzyme Groups among Enga-Speaking People of the Western Highlands, New Guinea, with an Estimate of Genetic Distance between Clans. *Archaeol. Phys. Anthropol. Oceania* 5(3): 236 – 252.
- Sistonen, P, Koistinen, J, & Abdulle, OA (1987) Distribution of Blood Groups in the East African Somali Population. *Hum. Hered.* 37(5): 300 – 313.
- Siváková, D, Walter, H, Burs-Engler, K, Danker-Hopfe, H, Harms, M, Prüß, M, & Wiechmann, I (1995) Genetic studies in a North Slovakian isolate: Chmelnica. 2. Distribution of genetic markers of the blood. *Z. Morph. Anthropol.* 80(2): 247 – 257.
- Siváková, D, Wiechmann, I, Prüß, M, Harms, M, & Walter, H (1997) Genetic studies in Medzev, an isolate in South-Eastern Slovakia. 2. Distribution of blood group genetic markers. *Anthrop. Anz.* 55(3-4): 303 – 313.
- Skoglund, P, Posth, C, Sirak, K, Spriggs, M, Valentin, F, Bedford, S, Clar, GR, Reepmeyer, C, Petchey, F, Fernandes, D, Fu, Q, Harney, E, Lipson, M, Mallick, S, Novak, M, Rohland, N, Stewardson, K, Abdullah, S, Cox, MP, Friedlaender, FR, Friedlaender, JS, Kivisild, T, Koki, G, Kusuma, P, Merriwether, DA, Ricaut, FX, Wee, JTS, Patterson, N, Krause, J, Pinhasi, R, & Reich, D (2016) Genomic insights into the peopling of the Southwest Pacific. *Nature* 538(7626): 510 – 513.
- Skov, F, Eriksen, M, & Hagerup, L (1970) Distribution of the ABO, MNS, P, Rhesus, Lutheran, Kell, Lewis and Duffy Blood Groups and Frequency of Irregular Red Cell Antibodies in a Population of Danes Aged Fifty Years and a Population of Danes Aged Seventy Years. *Acta Path. Microbiol. Scand. B* 78(5): 553 – 559.
- Smith, SP (1910) *Hawaiki: The original Home of the Maori* (Faksimile 2011). Cambridge University Press, Cambridge: 312 pp.
- Sneath, P, & Sokal, R (1973) *Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification*. W. H. Freeman & Co. Ltd., San Francisco: 588 pp.
- Soares, P, Rito, T, Trejaut, J, Mormina, M, Hill, C, Tinkler-Hundal, E, Braid, M, Clarke, DJ, Loo, JH, Thomson, N, Denham, T, Donohue, M, Macaulay, V, Lin, M, Oppenheimer, S, & Richards, MB (2011) Ancient Voyaging and Polynesian Origins. *Am. J. Hum. Genet.* 88(2): 239 – 247.
- Soares, P, Trejaut, JA, Loo, JH, Hill, C, Mormina, M, Lee, CL, Chen, YM, Hudjashov, G, Forster, P, Macaulay, V, Bulbeck, D, Oppenheimer, S, Lin, M, & Richards, MB (2008) Climate Change and Postglacial

- Human Dispersal in Southeast Asia. *Mol. Biol. Evol.* 25(6): 1209 – 1218.
- Soares, PA, Trejaut, JA, Rito, T, Cavadas, B, Hill, C, Eng, KK, Mormina, M, Brandão, A, Fraser, RM, Wang, TY, Loo, JH, Snell, C, Ko, TM, Amorim, A, Pala, M, Macaulay, V, Bulbeck, D, Wilson, JF, Gusmão, L, Pereira, L, Oppenheimer, S, Lin, M, & Richards, MB (2016) Resolving the ancestry of Austronesian-speaking populations. *Hum. Genet.* 135(3): 309 – 326.
- Sokal, RR, & Wartenberg, DE (1983) A Test of Spatial Autocorrelation Analysis Using an Isolation-by-Distance Model. *Genetics* 105(1): 219 – 237.
- Solheim, WG (1964) Pottery and the Malayo-Polynesians. *Curr. Anthropol.* 5(5): 360 – 406.
- Solheim, WG (1994) South-east Asia and Korea from the beginning of food production to the first states. In: De Laet, SJ (ed.) *History of Humanity. Volume I: Prehistory and the Beginnings of Civilization*. Routledge, London: 468 – 481.
- Sorkine, O, & Alexa, M (2007) As-Rigid-As-Possible Surface Modelling. *Eurographics Symposium on Geometry processing* 4: 109 – 116.
- Specht, J (1968) Preliminary Reports of Excavations on Watom Island. *J. Polynesian Soc.* 77(2): 117 – 134.
- Specht, J, & Gosden, C (1997) Dating Lapita Pottery in the Bismarck Archipelago, Papua New Guinea. *Asian Perspect.* 36(2): 175 – 199.
- Specht, J, & Torrence, R (2007) Pottery of the Talasea area. West New Britain Province, Papua New Guinea. In: Bedford, S, Sand, C, & Connaughton, SP (ed.) *Oceanic Explorations: Lapita and Western Pacific Settlement*. *Terra Australis* 26: 71 – 96.
- Specht, J, Fullagar, R, Torrence, R, & Baker, N (1988) Preshistoric obsidian exchange in Melanesia: A perspective from the Talasea sources. *Aust. Archaeol.* 27: 3 – 16.
- Spennemann, DHR (1989) 'Ata'a Tonga mo'ata'o Tonga: early and later prehistory of the Tongan Islands. Dissertation. Australian National University, Canberra.
- Spínola, H, Brehm, A, Williams, F, Jesus, J, & Middleton, D (2002) Distribution of HLA alleles in Portugal and Cabo Verde. Relationships with the slave trade route. *Ann. Hum. Genet.* 66(4): 285 – 296.
- Spínola, C, Bruges-Armas, J, Brehm, A, & Spínola, H (2008) HLA-A polymorphisms in four ethnic groups from Guinea-Bissau (West Africa) inferred from sequence-based typing. *Tissue Antigens* 72(6): 593 – 598.
- Spínola, H, Bruges-Armas, J, Middleton, D, & Brehm, A (2005) HLA Polymorphisms in Cabo Verde and Guiné-Bissau Inferred From Sequence-Based Typing. *Hum. Immunol.* 66(10): 1082 – 1092.
- Spriggs, M (1997) *The Island Melanesians*. Blackwell, Oxford: 320 pp.

- Spriggs, M (2012) Is the Neolithic spread in Island Southeast Asia really as confusing as the archaeologists (and some linguists) make it seem? In: Tjoo-Bonatz, ML, Reinecke, A, & Bonatz, D (ed.) *Crossing Borders*. NUS Press, Singapore: 109 – 121.
- Staveley, JM, & Douglas, R (1958) Blood Groups in Maoris. *J. Polynesian Soc.* 67(3): 239 – 247.
- Staveley, JM, & Douglas, R (1959) Blood Groups in Tongans (Polynesia). *J. Polynesian Soc.* 68(4): 348 – 353.
- Stone, JH (2020) *The Bioarchaeology of Initial Human Settlement in Palau, Western Micronesia*. Dissertation. Department of Anthropology, University of Oregon: 134 pp.
- Storey, AA, Quiróz, D, & Matisoo-Smith, EA (2011) A Reappraisal of the Evidence for Pre-Columbian Introduction of Chickens to the Americas. In: Jones, TL, Storey, AA, Matisoo-Smith, EA, & Ramírez-Aliaga, JM (ed.) *Polynesians in America: Pre-Columbian Contacts with the New World*: 139 – 170.
- Storey, AA, Quiróz, D, Ramírez, JM, Beavan-Athfield, N, Addison, DJ, Walter, R, Hunt, T, Athens, JS, Huynen, L, & Matisoo-Smith, EA (2008) Pre-Columbian chickens, dates, isotopes, and mtDNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 105(48): E99.
- Storey, AA, Ramírez, JM, Quiroz, D, Burley, DV, Addison, DJ, Walter, R, Anderson, AJ, Hunt, TL, Athens, JS, Huynen, L, & Matisoo-Smith, EA (2007) Radiocarbon and DNA evidence for a pre-Columbian introduction of Polynesian chickens to Chile. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104(25): 10335 – 10339.
- Stringer, CB, & Andrews, P (1988) Genetic and Fossil Evidence for the Origin of Modern Humans. *Science* 239(4845): 1263 – 1268.
- Strouthes, D (1993a) Ilongot. In: Hockings, P (ed.) *Encyclopedia of World Cultures*. Vol. 5: East and Southeast Asia. GK Hall & Co., New York: 42 – 43.
- Strouthes, D (1993b) Sundanese. In: Hockings, P (ed.) *Encyclopedia of World Cultures*. Vol. 5: East and Southeast Asia. GK Hall & Co., New York: 246 – 247.
- Su, B, Jin, L, Underhill, P, Martinson, J, Saha, N, McGarvey, ST, Shriver, MD, Chu, J, Oefner, P, Chakraborty, R, & Deka, R (2000) Polynesian origins: Insights from the Y chromosome. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 97(15): 8225 – 8228.
- Su, B, Xiao, J, Underhill, P, Deka, R, Zhang, W, Akey, J, Huang, W, Shen, D, Lu, D, Luo, J, Chu, J, Tan, J, Shen, P, Davis, R, Cavalli-Sforza, L, Chakraborty, R, Xiong, M, Du, R, Oefner, P, Chen, Z, & Jin, L (1999) Y-Chromosome Evidence for a Northward Migration of Modern Humans into Eastern Asia during the Last Ice Age. *Am. J. Hum. Genet.* 65(6): 1718 – 1724.
- Su, X, Bi, L, Hai, R, Qimuge, S, Ying, M, Bahring, S, & Gong, M (2007) HLA-DPB1, -DRB1, and -DQB1 polymorphism defined in Ewenki

- ethnic minority of China Inner Mongolia Autonomous Region. *Int. J. Immunogenet.* 34(6): 435 – 440.
- Subsol, G, Thirion, JP, & Ayache, N (1998) A scheme for automatically building three-dimensional morphometric anatomical atlases: application to a skull atlas. *Med. Image Anal.* 2(1): 37 – 60.
- Summerhayes, GR (2000a) Lapita Interaction. *Terra Australis* 15. ANH Publications & The Centre for Archaeological Research, Canberra: 244.
- Summerhayes, GR (2000b) Recent archaeological investigations in the Bismarck Archipelago, Anir – New Ireland province, Papua New Guinea. *Bulletin of the Indo-Pacific Prehistory Association* 19: 167 – 174.
- Summerhayes, G, & Scales, I (2005) New Lapita Pottery Finds from Kolombangara, Western Solomon Islands. *Archaeol. Ocean.* 40: 14 – 20.
- Summerhayes, GR, Leavesley, M, Fairbairn, A, Mandui, H, Field, J, Ford, A, & Fullagar, R (2010a) Human Adaptation and Plant Use in Highland New Guinea 49,000 to 44,000 Years Ago. *Science* 330(6000): 78 – 81.
- Summerhayes, GR, Matisoo-Smith, E, Mandui, H, Allen, J, Specht, J, Hogg, N, & McPherson, S (2010b) Tamuarawai (EQS): An Early Lapita Site on Emirau, New Ireland, PNG. *J. Pacific Archaeol.* 1(1): 62 – 75.
- Summerhayes, GR, Matisoo-Smith, L, Specht, J, & Mandui, H (2007) Observations of a Lapita site on Emira. Presentation at “Lapita antecedents and successors” Conference, Honiara, Solomon Islands, July 2007.
- Sunderland, E, & Smith, HM (1966) The Blood Groups of the Shi’a in Yazd, Central Iran. *Hum. Biol.* 38(1): 50 – 59.
- Svensson, L, Rydberg, L, de Mattos, LC, & Henry, SM (2009) Blood group A<sub>1</sub> and A<sub>2</sub> revisited: an immunochemical analysis. *Vox Sang.* 96(1): 56 – 61.
- Swadling, P (1992) Places of cultural and natural heritage significance in West New Britain: A report for West New Britain Provincial Tourist Bureau. National Museum of Papua New Guinea, Boroko.
- Swadling, P, Schäublin, BH, Gorecki, P, & Tiesler, F (1988) The Sepik-Ramu: An Introduction. National Museum of Papua New Guinea, Boroko.
- Sykes, B, Leiboff, A, Low-Beer, J, Tetzner, S, & Richards, M (1995) The Origins of the Polynesians: An Interpretation from Mitochondrial Lineage Analysis. *Am. J. Hum. Genet.* 57(6): 1463 – 1475.
- Tabbada, KA, Trejaut, J, Loo, HH, Chen, YM, Lin, M, Mirazón-Lahr, M, Kivisild, T, & De Ungria, MCA (2009) Philippine Mitochondrial DNA Diversity: A Populated Viaduct between Taiwan and Indonesia? *Mol. Biol. Evol.* 27(1): 21 – 31.

- Tan, LK, Mohd-Farid, B, Salsabil, S, Heselynn, H, Wahinuddin, S, Lau, IS, Gun, SC, Nor-Suhaila, S, Eashwary, M, Mohd-Shahrir, MS, Ainon, MM, Azmillah, R, Muhaini, O, Shahnaz, M, & Too, CL (2016) HLA-A, -B, -C, -DRB1 and -DQB1 alleles and haplotypes in 951 Southeast Asia Malays from Peninsular Malaysia. *Hum. Immunol.* 77(10): 818 – 819.
- Tang, J, Hanage, WP, Fraser, C, & Corander, J (2009) Identifying Currents in the Gene Pool for Bacterial Populations Using an Integrative Approach. *Comput. Biol.* 5(8): e1000455.
- Tang, J, Naik, E, Costello, C, Karita, E, Rivers, C, Allen, S, & Kslow, RA (2010) Characteristics of HLA Class I and Class II Polymorphisms in Rwandan Women. *J. Clin. Exp. Immunol.* 17(4): 185 – 198.
- Tasnim, AR, Allia, S, Edinur, HA, Panneerchelvam, S, Zafarina, Z, & Norazmi, MN (2016) Distribution of HLA-A, -B and -DRB1 alleles in the Kensiu and Semai Orang Asli sub-groups in Peninsular Malaysia. *Hum. Immunol.* 77(8): 618 – 619.
- Tcherkézoff, S (2008) First Contacts in Polynesia: The Samoan Case (1722 – 1848). *Western Misunderstandings about Sexuality and Divinity.* ANU Press, Canberra: 242 pp.
- Te Rangi Hiroa (1938) *Vikings of the Sunrise.* Lippincott, Philadelphia.
- Tejada, C, Sanchez, M, Guzman, MA, Bregni, E, & Scrimshaw, NS (1961) Distribution of Blood Antigens Among Guatemalan Indians. *Hum. Biol.* 33(4): 319 – 334.
- Teljeur, D (1990) *The Symbolic System of the Giman of South Halmahera.* Foris, Dordrecht: 215 pp.
- Terrell, JE (2010) Social Network Analysis of the Genetic Structure of Pacific Islanders. *Ann. Hum. Genet.* 74(3): 211 – 232.
- Terrell, JE, & Welsch, RL (1997) Lapita and the temporal geography of prehistory. *Antiquity* 71(273): 548 – 572.
- Terrell, JE, Kelly, KM, & Rainbird, P (2001) Foregone Conclusions? In Search of “Papuan” and “Austronesians”. *Curr. Anthropol.* 42(1): 97 – 107.
- The Y Chromosome Consortium (2002) A Nomenclature System for the Tree of Human Y-Chromosomal Binary Haplogroups. *Genome Res.* 12(2): 339 – 348.
- Thomson, VA, Lebrasseur, O, Austin, JJ, Hunt, TL, Burney, DA, Denham, T, Rawlence, NJ, Wood, JR, Gongora, J, Flink, LG, Linderholm, A, Dobney, K, Larson, G, & Cooper, A (2014) Using ancient DNA to study the origins and dispersal of ancestral Polynesian chickens across the Pacific. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 111(13): 4826 – 4831.
- Thomson, W, Barrett, H, Donn, R, Pepper, L, Kennedy, LJ, Ollier, WER, Silman, AJS, Woo, P, & Southwood, T (2002) Juvenile idiopathic arthritis classified by the ILAR criteria: HLA associations in UK patients. *Rheumatology* 41(10): 1183 – 1189.

- Thorsby, E (2012) The Polynesian gene pool: an early contribution by Amerindians to Easter Island. *Phil. Trans. R. Soc. B* 367(1590): 812 – 819.
- Thorsby, E, Flåm, ST, Woldseth, B, Dupuy, BM, Sanchez-Mazas, A, & Fernandez-Vina, MA (2009) Further evidence of an Amerindian contribution to the Polynesian gene pool on Easter Island. *Tissue Antigens* 73(6): 582 – 585.
- Tills, D, Kopeć, AC, Warlow, A, Barnicot, NA, Mourant, AE, Marin, A, Bennett, FJ, & Woodburn, JC (1982) Blood Group, Protein, and Red Cell Enzyme Polymorphisms of the Hadza of Tanzania. *Hum. Genet.* 61(1): 52 – 59.
- Tills, D, Teesdale, P, & Mourant, AE (1977) Blood groups of the Irish. *Ann. Hum. Biol.* 4(1): 23 – 34.
- Tills, D, Warlow, A, Lord, JM, Suter, D, Kopeć, AC, Blumberg, BS, Hesser, JE, & Economidou, J (1983) Genetic Factors in the Population of Plati, Greece. *Am. J. Phys. Anthropol.* 61(2): 145 – 156.
- Tommaseo, M, Alciati, G, Lucchetti, E, & Altinier, G (1992) Contribution to study of Asmat genetic variability. *Int. J. Anthropol.* 7(1): 59 – 67.
- Torimiro, JN, Carr, JK, Wolfe, ND, Karacki, P, Martin, MP, Gao, X, Tamoufe, U, Thomas, A, Ngole, EM, Birx, DL, McCutchan, FE, Burke, DS, & Carrington, M (2006) HLA class I diversity among rural rainforest inhabitants in Cameroon: identification of A\*2612-B\*4407 haplotype. *Tissue Antigens* 67(1): 30 – 37.
- Trachtenberg, EA, Erlich, HA, Rickards, O, DeStefano, GF, & Klitz, W (1995) HLA class II linkage disequilibrium and haplotype evolution in the Cayapa Indians of Ecuador. *Am. J. Hum. Genet.* 57(2): 415 – 424.
- Trachtenberg, EA, Keyeux, G, Bernal, JE, Rhodas, MC, & Erlich, HA (1996) Results of Expedition Humana. I. Analysis of HLA class II (DRB1-DQA1-DQB1-DPB1) alleles and DR-DQ haplotypes in nine Amerindian populations from Colombia. *Tissue Antigens* 48(3): 174 – 181.
- Trachtenberg, E, Vinson, M, Hayes, E, Hsu, YM, Houtchens, K, Erlich, H, Klitz, W, Hsia, Y, Hollenbach, J (2007) HLA class I (A, B, C) and class II (DRB1, DQA1, DQB1, DPB1) alleles and haplotypes in the Han from southern China. *Tissue Antigens* 70(6): 455 – 463.
- Trejaut, JA, Poloni, ES, Yen, C, Lai, YH, Loo, JH, Lee, CL, He, CL, & Lin, M (2014) Taiwan Y-chromosomal DNA variation and its relationship with Island Southeast Asia. *BMC Genet.* 15(1): 77 – 99.
- Trovoada, MJ, Pereira, L, Gusmão, L, Abade, A, Amorim, A, & Prata, MJ (2004) Pattern of mtDNA Variation in Three Populations from São Tomé e Príncipe. *Ann. Hum. Genet.* 68(1): 40 – 54.
- Tryon, D (2015) The Languages of Bougainville. In: Regan, AJ, & Griffin, HM (ed.) *Bougainville before the conflict*: 32 – 46.



- Tryon, DT, & Hackman, BD (1982) Solomon Islands languages: An internal classification. *Pacific Linguistics Series C* 72: 490 pp.
- Tsiakalos, G, Walter, H, Hilling, M, & Windhof, O (1980) Investigations on the distribution of genetic polymorphisms in Greece. 1. Blood group polymorphisms. *Anthrop. Anz.* 38(4): 237 – 250.
- Tsuneto, LT, Probst, CM, Hutz, MH, Salzano, FM, Rodriguez-Delfin, LA, Zago, MA, Hill, K, Hurtado, AM, Riberiro-dos-Santos, AKC, & Petzl-Erler, ML (2003) HLA class II diversity in seven Amerindian populations. Clues about the origins of the Aché. *Tissue Antigens* 62(6): 512 – 526.
- Tumonggor, MK, Karafet, TM, Hallmark, B, Lansing, JS, Sudoyo, H, Hammer, MF, & Cox, MP (2013) The Indonesian archipelago: an ancient genetic highway linking Asia and the Pacific. *J. Hum. Genet.* 58: 165 – 173.
- Unuk-ool, TS, Takezaki, N, Derbeneva, OA, Volodko, NV, & Sukernik, RI (2004) Variation of HLA class II genes in the Nganasan and Ket, two aboriginal Siberian populations. *Eur. J. Immunogenet.* 31(1): 43 – 51.
- Unuk-ool, TS, Takezaki, N, Sukernik, RI, Nagl, S, & Klein, J (2002) Origin and affinities of indigenous Siberian populations as revealed by HLA class II gene frequencies. *Hum. Genet.* 110(3): 209 – 226.
- Underhill, PA, Passarino, G, Lin, AA, Marzuki, S, Oefner, PJ, Cavalli-Sforza, LL, & Chambers, GK (2001) Maori Origins, Y-Chromosome Haplotypes and Implications for Human History in the Pacific. *Hum. Mutat.* 17(4): 271 – 280.
- Undevia, JV, Balakrishnan, Kirk, RL, Blake, NM, & Saha, N (1978) A Population Genetic Study of the Vania Soni in Western India. *Hum. Hered.* 28(2): 104 – 121.
- Uyeda, JC, Caetano, DS, & Pennell, MW (2015) Comparative Analysis of Principal Components Can be Misleading. *Syst. Biol.* 64(4): 677 – 689.
- Valentin, F, Détoit, F, Spriggs, MJT, & Bedford, S (2016) Early Lapita skeletons from Vanuatu show Polynesian craniofacial shape: Implications for Remote Oceanic Settlement and Lapita origins. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 113(2): 292 – 297.
- Vallée, F, Luciani, A, & Cox, MP (2016) Reconstructing Demography and Social Behavior During the Neolithic Expansion from Genomic Diversity Across Island Southeast Asia. *Genetics* 204(4): 1495 – 1506.
- Vambergue, A, Fajardy, I, Bianchi, F, Cazaubiel, M, Verier-Mine, O, Goeusse, P, Fontaine, & Danze, PM (1997) Gestational Diabetes mellitus and HLA Class II (-DQ, -DR) Association: the Diagest Study. *Int. J. Immunogenet.* 24(5): 385 – 394.

- van Oven, M, & Kayser, M (2009) Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation. *Hum. Mutat.* 30(2): E386 – E394.
- van Oven, M, Brauer, S, Choi, Y, Ensing, J, Schiefenhövel, W, Stoneking, M, & Kayser, M (2014b) Human genetics of the Kula Ring: Y-chromosome and mitochondrial DNA variation in the Massim of Papua New Guinea. *Eur. J. Hum. Genet.* 22: 1393 – 1403.
- van Oven, M, Van Geystelen, A, Kayser, M, Decorte, R, & Larmuseau, MHD (2014a) Seeing the Wood for the Trees: A Minimal Reference Phylogeny for the Human Y Chromosome. *Hum. Mutat.* 35(2): 187 – 191.
- van Strien, MJ, Holderegger, R, & Van Heck, HJ (2015) Isolation-by-distance in landscapes: considerations for landscape genetics. *Heredity* 114(1): 27 – 37.
- van Welzen, PC, & Parnell, JAN, & Slik, JWF (2011) Wallace's Line and plant distributions: two or three phytogeographical areas and where to group Java? *Biol. J. Linn. Soc.* 103(3): 531 – 545.
- Vargas-Alarcón, G, Hernández-Pacheco, G, Zuñiga, J, Rodriquez-Pérez, JM, Pérez-Hernández, N, Rangel, C, Villarreal-Garza, C, Martínez-Laso, J, Granados, J, & Arnaiz-Villena, A (2003) Distribution of HLA-B alleles in Mexican Amerindian populations. *Immunogenetics* 54(11): 756 – 760.
- Varsahr, AM, Scheil, HG, & Schmidt, HD (2006) Blood group and serum protein polymorphisms in a population of Moldovians. *Anthrop. Anz.* 64(1): 51 – 58.
- Velickovic, ZM, & Carter, JM (2001) HLA-DPA1 and DPB1 polymorphism in four Pacific Islands populations determined by sequencing based typing. *Tissue Antigens* 57(6): 493 – 501.
- Vilar, MG, Chan, CW, Santos, DR, Lynch, D, Spathis, R, Garruto, RM, & Lum, JK (2013) The Origins and Genetic Distinctiveness of the Chamorros of the Mariana Islands: An mtDNA Perspective. *Am. J. Hum. Biol.* 25: 116 – 122.
- Vincenty, T (1975) Direct and inverse solutions of geodesics on the ellipsoid with application of nested equations. *Surv. Rev.* 22(176): 88 – 93.
- Vines, AP, & Booth, PB (1965) Highlanders of New Guinea and Papua - A Blood Group Survey. *Oceania* 35(3): 208 – 217.
- von Cramon-Taubadel, N, & Lycett, SJ (2008) Brief Communication: Human Cranial Variation Fits Iterative Founder Effect Model With African Origin. *Am. J. Phys. Anthropol.* 136(1): 108 – 113.
- Vona, G, Salis, M, Bitti, P, & Succa, V (1994) Blood groups of the Sardinian population (Italy). *Anthrop. Anz.* 52(4): 297 – 304.
- Vu-Trieu, A, Djouah, S, Tran-Thi, C, Ngyuyen-Thanh, T, De Gouville, ILM, Hors, J, & Sanchez-Mazas, A (1997) HLA-DR and -DQB1 DNA Polymorphisms in a Vietnamese Kinh Population from Hanoi. *Int. J. Immunogenet.* 24(5): 345 – 356.

- Vullo, CM, Delfino, L, Angelini, G, & Ferrara, GB (1992) HLA polymorphism in a Mataco South American Indian tribe: Serology of class I and II antigens: Molecular analysis of class II polymorphic variants. *Hum. Immunol.* 35(4): 209 – 214.
- Wagner, FF, & Flegel, WA (2000) RHD gene deletion occurred in the Rhesus box. *Blood* 95(12): 3662 – 3668.
- Wallace, AR (1863) On the Physical Geography of the Malay Archipelago. *J. R. Geogr. Soc. Lond.* 33: 217 – 234.
- Wallace, DC, Brown, MD, & Lott, MT (1999) Mitochondrial DNA variation in human evolution and disease. *Gene* 238(1): 211 – 230.
- Walsh, RJ, & Kooptzoff, O (1954) Blood Groups of Some Non-Europeans in Fiji. *Oceania* 25(1/2): 68 – 73.
- Walsh, RJ, Jameson, JL, & Kooptzoff, O (1960) Blood Groups and Haemoglobin Values of Natives from Minj, New Guinea. *Oceania* 31(1): 77 – 82.
- Walsh, RJ, Kooptzoff, O, Dunn, D, & Atienza, RY (1954) Blood Groups of Filipinos. *Oceania* 25(1): 61 – 67.
- Walsh, RJ, Kooptzoff, O, Dunn, D, & Sohn, KS (1955) Blood Groups of Koreans. *Oceania* 25(3): 194 – 197.
- Walsh, RJ, Murrell, GC, & Bradley, MA (1966) A Medical and Blood Group Survey of the Lake Kapiago Natives. *Archaeol. Phys. Anthropol. Oceania* 1(1): 57 – 66.
- Wan, HY, Cushman, SA, & Ganey, JL (2018) Habitat Fragmentation Reduces Genetic Diversity and Connectivity of the Mexican Spotted Owl: A Simulation Study Using Empirical Resistance Models. *Genes* 9(8): 403.
- Wang, B, Hu, W, Wang, J, Li, S, Yu, H, Tang, W, Tan, S, Shou, W, Zhang, J, & Xiao, C (2008a) HLA-DPB1 polymorphism in Blang and Puyi ethnic groups of Southwest China inferred from sequence-based typing. *Tissue Antigens* 71(1): 81 – 84.
- Wang, S, Ray, N, Rojas, W, Parra, MV, Bedoya, G, Gallo, C, Poletti, G, Mazzotti, G, Hill, K, Hurtado, AM, Camarena, B, Nicolini, H, Klitz, W, Barrantes, R, Molina, JA, Freimer, NB, Bortolini, MC, Salzano, FM, Petzl-Erler, ML, Tsuneto, LT, Dipierri, J, Alfaro, EL, Bailliet, G, Bianchi, NO, Llop Elena, Rothhammer, F, Excoffier, L, & Ruiz-Linear, A (2008b) Geographic Patterns of Genome Admixture in Latin American Mestizos. *PLoS Genet.* 4(3): e1000037.
- Wang, Y, Chen, S, & Xue, H (2011) Support Vector Machine incorporated with feature discrimination. *Expert Syst. Appl.* 38(10): 12506 – 12513.
- Ward, RG, Webb, JW, & Levison, M (1973) The Settlement of the Polynesian Outliers: A Computer Simulation. *J. Polynesian Soc.* 82(4): 330 – 342.
- Warren, CP (1975) Bata. In: LeBar, FM (ed.) *Ethnic Groups of Insular Southeast Asia*. Vol. 2: Philippines and Formosa. HRAF Press, New Haven: 68 – 70.

- Warwick, R, Raynes, AE, Ikin, EW, & Mourant, AE (1972) The Blood Groups of the Inhabitants of Lipari (Aeolian Islands, Italy). *Hum. Biol.* 44(4): 649 – 654.
- Watson, JB, Zigas, V, Kooptzoff, O, & Walsh, RJ (1961) The Blood Groups of Natives in Kainantu, New Guinea. *Hum. Biol.* 33(1): 25 – 41.
- Weisler, MI (2002) Centrality and the Collapse of Long-Distance Voyaging in East Polynesia. In: Glascock, MD (ed.) *Geochemical Evidence for Long-Distance Exchange*. Bergin & Garvey, Westport: 257 – 273.
- Weisler, MI, & Kirch, PV (1996) Interisland and interarchipelago transfer of stone tools in prehistoric Polynesia. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 93(4): 1381 – 1385.
- Wen, B, Xie, X, Gao, S, Li, H, Shi, H, Song, X, Qian, T, Xiao, C, Jin, J, Su, B, Lu, D, Chakraborty, R, & Jin, L (2004) Analyses of Genetic Structure of Tibeto-Burman Populations Reveals Sex-Biased Admixture in Southern Tibeto-Burmans. *Am. J. Hum. Genet.* 74(5): 856 – 865.
- Wen, B, Li, H, Gao, S, Mao, X, Gao, Y, Li, F, Zhang, F, He, Y, Dong, Y, Zhang, Y, Huang, W, Jin, J, Xiao, C, Lu, D, Chakraborty, R, Su, B, Deka, R, & Jin, L (2005) Genetic Structure of Hmong-Mien Speaking Populations in East Asia as Revealed by mtDNA Lineages. *Mol. Biol. Evol.* 22(3): 1156 – 1160.
- White, JP (1992) New Ireland and Lapita. In: Galipaud, JC (ed.) *Poterie Lapita et Peuplement: Actes du Colloque LAPITA*. ORSTOM, Noumea: 83 – 90.
- White, JP, & Downie, J (1980) Excavations at Lesu, New Ireland. *Asian Perspect.* 23(2): 193 – 220.
- White, JP, & Harris, MN (1997) Changing sources: early Lapita period obsidian in the Bismarck Archipelago. *Archaeol. Ocean.* 32(1): 97 – 107.
- Whyte, ALH, Marshall, SJ, & Cambers, GK (2005) Human Evolution in Polynesia. *Hum. Biol.* 77(2): 157 – 177.
- Wickler, S (2001) The Prehistory of Buka: A stepping stone island in the Northern Solomons. *Terra Australis* 16. ANU Publications & The Centre for Archaeological Research, Canberra: 360.
- Wickler, S, & Spriggs, M (1988) Pleistocene human occupation of the Solomon Islands, Melanesia. *Antiquity* 62(237): 703 – 706.
- Wilkins, JF, & Marlowe, FW (2006) Sex-biased migration in humans: what should we expect from genetic data? *BioEssays* 28(3): 290 – 300.
- Willer, H (2018) A Morphable Model for Human Skulls. Bachelor thesis. Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg, Erlangen: 32 pp.

- Williams, F, Meenagh, A, Maxwell, AP, & Middleton, D (1999) Allele resolution of HLA-A using oligonucleotide probes in a two-stage typing strategy. *Tissue Antigens* 54(1): 59 – 68.
- Williams, R, Chen, YF, Endres, R, Middleton, D, Trucco, M, Williams, JD, & Knowler, W (2009) Molecular variation at the HLA-A, B, C, DRB1, DQA1, and DQB1 loci in full heritage American Indians in Arizona: private haplotypes and their evolution. *Tissue Antigens* 74(6): 520 – 533.
- Willis, MF, & Booth, PB (1968) Takuu and Nukumanu Atolls, Bougainville District, Territory of Papua and New Guinea. *Archaeol. Phys. Anthropol. Oceania* 3(1): 55 – 63.
- Wolanski, N, Nahar, RA, & Roberts, DF (1983) Genetic Studies in Poland, *Hum. Hered.* 33(5): 270 – 276.
- Wold, S, Esbensen, K, & Geladi, P (1987) Principal Component Analysis. *Chemom. Intell. Lab. Syst.* 2(1 – 3): 37 – 52.
- Wollstein, A, Lao, O, Becker, C, Brauer, S, Trent, RJ, Nürnberg, P, Stoneking, M, & Kayser, M (2010) Demographic History of Oceania Inferred from Genome-wide Data. *Curr. Biol.* 20(22): 1983 – 1992.
- Wood, ET, Stover, DA, Ehret, C, Destro-Bisol, G, Spedini, G, McLeod, H, Louie, L, Bamshad, M, Strassmann, BI, Soodyall, H, & Hammer, MF (2005) Contrasting patterns of Y chromosome and mtDNA variation in Africa: evidence for sex-biased demographic processes. *Eur. J. Hum. Genet.* 13(7): 867 – 876.
- Woodroffe, CD, Kennedy, DM, Hopley, D, Rasmussen, CE, & Smithers, SG (2000) Holocene reef growth in Torres strait. *Mar. Geol.* 170(3 – 4): 331 – 346.
- Wooldridge, JM (2007) *Econometric Analysis of Cross Section and Panel Data*. 2nd Edition. MIT press, Cambridge (Mass.): 1064.
- Wright, S (1921a) Systems of Mating. I. The Biometric Relations between Parent and Offspring. *Genetics* 6(2): 111 – 123.
- Wright, S (1921b) Systems of Mating. II. The Effects of Inbreeding on the Genetic Composition of a Population. *Genetics* 6(2): 124 – 143.
- Wright, S (1921c) Systems of Mating. III. Assortative Mating Based on Somatic Resemblance. *Genetics* 6(2): 144 – 161.
- Wright, S (1921d) Systems of Mating. IV. The Effects of Selection. *Genetics* 6(2): 162 – 166.
- Wright, S (1921e) Systems of Mating. V. General Considerations. *Genetics* 6(2): 167 – 178.
- Wright, S (1922) Coefficients of Inbreeding and Relationship. *Am. Nat.* 56(645): 330 – 338.
- Wright, S (1931) Evolution in Mendelian Populations. *Genetics* 16(2): 97 – 159.
- Wright, S (1943) Isolation by Distance. *Genetics* 28(2): 114 – 138.
- Wright, S (1949) The Genetical Structure of Populations. *Ann. Eugen.* 15(1): 323 – 354.

- Wright, S (1965) The Interpretation of Population Structure by F-Statistics with Special Regard to Systems of Mating. *Evolution* 19(3): 395 – 420.
- Wu, Y, Liu, B, Lin, W, Xu, Y, Li, L, Zhang, Y, Chen, S, Lin, Z, & Xu, A (2007) Human Leukocyte Antigen Class II Alleles and Risk of Cervical Cancer in China. *Hum. Immunol.* 68(3): 192 – 200.
- Wurm, SA (1967) Linguistics and the Prehistory of the South-western Pacific. *J. Pac. Hist.* 2(1): 25 – 38.
- Xiong, P, Zeng, X, Song, MS, Jia, SW, Zhong, MH, Xiao, LL, Lan, W, Cai, C, Wu, XW, Gong, FL, Wang, W (2008) Lack of association between HLA-A, -B and -DRB1 alleles and the development of SARS: a cohort of 95 SARS-recovered individuals in a population of Guangdong, southern China. *Int. J. Immunogenet.* 35(1): 69 – 74.
- Xu, K, Kosoy, R, Shameer, K, Kumar, S, Readhead, B, Belbin, GM, Lee, HC, Chen, R, & Dudley, JT (2019) Genome-wide analysis indicates association between heterozygote advantage and healthy aging in humans. *BMC Genet.* 20(1): 52.
- Xu, S, Pugach, I, Stoneking, M, Kayser, M, Jin, L, & The HUGO Pan-Asian SNP Consortium (2012) Genetic dating indicates that the Asian–Papuan admixture through Eastern Indonesia corresponds to the Austronesian expansion. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 109(12): 4574 – 4579.
- Xue, Y, Wang, Q, Long, Q, Ng, BL, Swerdlow, H, Burton, J, Skuce, C, Tylor, R, Abdellah, Z, Zhao, Y, Asan, MacArthur, DG, Quail, MA, Carter, NP, Yang, H, & Tyler-Smith, C (2009) Human Y Chromosome Base-Substitution Mutation Rate Measured by Direct Sequencing in a Deep-Rooting Pedigree. *Curr. Biol.* 19(17): 1453 – 1457.
- Xue, Y, Zerjal, T, Bao, W, Zhu, S, Shu, Q, Xu, J, Du, R, Fu, S, Li, P, Hurles, ME, Yang, H, & Tyler-Smith, C (2006) Male Demography in East Asia: A North–South Contrast in Human Population Expansion Times. *Genetics* 172(4): 2431 – 2439.
- Yabuki, K, Ohno, S, Mizuki, N, Ando, H, Tabbara, KF, Goto, K, Nomura, E, Nakamura, S, Ito, N, Ota, M, Katsuyama, Y, & Inoko, H (1999) HLA class I and II typing of the patients with Behçet's disease in Saudi Arabia. *Tissue Antigens* 54(3): 273 – 277.
- Yamamoto, F (2004) ABO blood group system – ABH oligosaccharide antigens, anti-A and anti-B, A and B glycosyltransferases, and ABO genes. *Immunohematology* 20(1): 3 – 22.
- Yamazaki, A, Yasunami, M, Ofori, M, Horie, H, Kikuchi, M, Helegbe, G, Takaki, A, Ishii, K, Omar, AH, Akanmori, BD, & Hirayama, K (2011) Human leukocyte antigen class I polymorphisms influence the mild clinical manifestation of *Plasmodium falciparum* infection in Ghanaian children. *Hum. Immunol.* 72(10): 881 – 888.

- Yamazaki, T, & Maruyama, T (1974) Evidence that Enzyme Polymorphisms Are Selectively Neutral, but Blood Group Polymorphisms Are Not. *Science* 183(4129): 1091 – 1092.
- Yao, Y, Shi, L, Shi, L, Matsushita, M, Yu, L, Lin, K, Tao, Y, Huang, X, Yi, W, Oa, T, Tokunaga, K, & Chu, J (2009) Distribution of HLA-A, -B, -Cw, and -DRB1 alleles and haplotypes in an isolated Han population in Southwest China. *Tissue Antigens* 73(6): 561 – 568.
- Yenchitsomanus, P, Summers, KM, Board, PG, Bhatia, KK, Jones, GL, Johnston, K, & Nurse, GT (1986) Alpha-thalassemia in Papua New Guinea. *Hum. Genet.* 74(4): 432 – 437.
- Yoshida, M, Ohtsuka, R, Nakazawa, M, Juji, T, & Tokunaga, K (1995) HLA-DRB1 frequencies in non-Austronesian-speaking Gidra in south New Guinea and their genetic affinities with Oceanian populations. *Am. J. Phys. Anthropol.* 96(2): 177 – 181.
- Yravedra, J, Aramendi, J, Maté-González, MÁ, Courtenay, LA, & González-Aguilera, D (2018) Differentiating percussion pits and carnivore tooth pits using 3D reconstructions and geometric morphometrics. *PLoS One* 13(3): e0194324.
- Yuliwulandari, R, Kashiwase, K, Nakajima, H, Uddin, J, Susmiarsih, TP, Sofro, ASM, & Tokunaga, K (2009) Polymorphisms of HLA genes in Western Javanese (Indonesia): close affinities to Southeast Asian populations. *Tissue Antigens* 73(1): 46 – 53.
- Yuliwulandari, R, Sachrowardi, Q, Nakajima, H, Kashiwase, K, Hirayasu, K, Mabuchi, a, Sofro, ASM, & Tokunaga, K (2010) Association of HLA-A, -B, and -DRB1 with pulmonary tuberculosis in western Javanese Indonesia. *Hum. Immunol.* 71(7): 697 – 701.
- Yunis, JJ, Ossa, H, Salazar, M, Delgado, MB, Deulofeut, R, de la Hoz, A, Bing, DH, Ramos, O, Yunis, EJ, & Yunis, EJ (1994) Major histocompatibility complex class II alleles and haplotypes and blood groups of four Amerindian tribes of Northern Colombia. *Hum. Immunol.* 41(4): 248 – 258.
- Zehbe, I, Mytilineos, J, Wikström, I, Henriksen, R, Edler, L, & Tommasino, M (2003) Association between human papillomavirus 16 E6 variant and human leukocyte antigen class I polymorphism in cervical cancer of Swedish women. *Hum. Immunol.* 64(5): 538 – 542.
- Zeller, KA, Creech, TG, Millette, KL, Crowhurst, RS, Long, RA, Wagner, HH, Balkenhol, N, & Landguth, EL (2016) Using simulations to evaluate Mantel-based methods for assessing landscape resistance to gene flow. *Ecol. Evol.* 6(12): 4115 – 4128.
- Zerihun, T, Degarege, A, & Erko, B (2011) Association of ABO blood group and Plasmodium falciparum malaria in Dore Bafeno Area, Southern Ethiopia. *Asian Pac. J. Trop. Biomed.* 1(4): 289 – 294.
- Zhang, K, Cheng, Y, & Leow, WK (2013) Dense Correspondence of Skull Models by Automatic Detection of Anatomical Landmarks. In: Wilson, R, Hancock, E, Bors, A, & Smith, W (ed.) *Computer*

- Analysis of Images and Patterns. CAIP 2013. Lect. Notes Comput. Sci. 8047: 229 – 236.
- Zheng, P, Belaton, B, Zaharudin, R, Irani, A, & Rajion, ZA (2009) Computerized 3D Craniofacial Landmark identification and Analysis. eJCSIT 1(1): 1 – 6.
- Zimdahl, H, Schiefenhövel, W, Kayser, M, Roewer, L, & Nagy, M (1999) Towards understanding the origin and dispersal of Austronesians in the Solomon Sea: HLA class II polymorphism in eight distinct populations of Asia-Oceania. Eur. J. Immunogenet. 26(6): 405 – 416.
- Zoutendyk, A, Kopeć, AC, & Mourant, AE (1955) The Blood Groups of the Hottentots. Am. J. Phys. Anthropol. 13(4): 691 – 697.



## ELEKTRONISCHE QUELLEN

---

- EQ1 <http://transnewguinea.org>. Stand: 24.03.2019, 17:29 Uhr.
- EQ2 <https://abvd.shh.mpg.de/austronesian>. Stand: 24.03.2019, 17:52 Uhr.
- EQ3 <https://www.meshlab.net> v1.3.3. Stand: 03.04.2014.
- EQ4 <http://phyloree.org> Build 17. Stand: 07.02.2018, 05:31 Uhr.
- EQ5 <http://www.phyloree.org/Y>. Stand: 09.02.2018, 13:12 Uhr.
- EQ6 <https://www.google.com/maps>. Stand: 2015 – 2019.
- EQ7 <https://tools.wmflabs.org/geohack>. Stand 2015 – 2019.
- EQ8 <https://geographic.org>. Stand 2015 – 2019.
- EQ9 <https://developers.google.com/maps/documentation/elevation>. Stand 19.10.2018, ab 07:42 Uhr.
- EQ10 <https://www.worldclim.org>. Stand 19.10.2018, ab 08:07 Uhr.
- EQ11 <https://www.gideononline.com>. Stand 19.10.2018 – 21.10.2018.
- EQ12 <http://www.ngdc.noaa.gov/mgg/topo/globe.html>. Stand 21.07.2017, 19:21 Uhr.



*Denn keine Schuld ist dringender,  
als die, Dank zu sagen.*

— Marcus Tullius Cicero (44 v. Chr.)

## DANKSAGUNG

---

Die vorliegende Arbeit hätte ohne die Hilfe Vieler nicht in dem Maße durchgeführt werden können, wie sie letztlich bearbeitet wurde. Aus diesem Grund gebührt vielen Personen mein besonderer Dank.

Zunächst ist hier Frau Prof. Dr. Manuela Dittmar (Humanbiologie, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel) zu nennen, welche mir für die Zeit des Doktorats einen Arbeitsplatz zur Verfügung stellte und als Erstgutachterin fungierte. Auch Herrn Hinrich Schulenburg (Evolutionsoökologie und -genetik, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel) gebührt als Korreferent meiner Arbeit großer Dank. Aber auch für seine langjährige Unterstützung und der Förderung, die er mir damit hat indirekt zukommen lassen, bin ich ihm ausgesprochen dankbar. Zuletzt sind in dieser Reihung auch die anderen Gutachter und Mitglieder des Prüfungs-Ausschusses zu nennen, Herr Prof. Dr. Ben Krause-Kyora (Institut für Klinische Molekularbiologie, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel) und Herr Prof. Dr. Matthias Leippe (Vergleichende Immunologie, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel) sowie Herrn PD Dr. Albert Zink (Institut für Mumienforschung, EURAC Bozen, und Ludwig-Maximilians-Universität München) für sein externes Gutachten.

Ganz besonderer Dank gilt auch Frau Constanze Schattke, BSc, die im Rahmen ihrer Bachelor-Arbeit bereits einen Teil der später verwendeten Daten explorativ untersuchte und mir somit als Vorarbeit bereits einen ersten Einblick in die Populations-Strukturen der untersuchten pazifischen Stichproben ermöglichte. Neben dieser Arbeit möchte ich mich jedoch auch bei ihr für die vielen fachlichen sowie nichtfachlichen Gespräche, ihre Hinweise auf interessante Publikationen sowie ihre Freundschaft und Verbundenheit bedanken. Auch folgenden ehemaligen Kolleginnen der Abteilung Humanbiologie möchte ich für die vielen (nicht)fachlichen Gespräche und ihre Freundschaften danken, die meinen Arbeitsalltag stets bereichert haben: Dr. Denise Olbrich, Dr. Jana Rathje, Dr. Tina Stark, Dr. Lisa Steffens, Dr. Daniela Töbelmann, Dr. Stefanie Wedell.

Auch meinen Kooperations-Partnern und ihrem Vermittler möchte ich für ihre Bereitschaft zum Helfen vielmals danken. Hier ist besonders Herr Dr. Markus Wittmann zu nennen, welcher den Kontakt zu Herrn Dr. Matthias Innmann (Institut für Graphische Datenverarbeitung, Friedrich-Alexander-Universität zu Erlangen Nürnberg) herstellte. Unter seiner Führung entstanden die Masterarbeit Herrn

Philipp Erhardts, MSc, sowie die Bachelorarbeit Herrn Henrik Willers, BSc, mit deren Hilfe im Rahmen der vorliegenden Arbeit Daten aus den 3D-Scans der Menschen-Schädel gewonnen wurden. Aber auch Herrn Dr. Dr. Franz Király (ehemals Department of Statistical Science, University College of London und Mitglied des Alan-Turing-Instituts) muß an dieser Stelle herzlich gedankt werden. In den beiden Wochen, die ich aufgrund seiner freundlichen Einladung in London verbringen konnte, durfte ich neben neuen statistischen Techniken und der strukturierteren Organisation meines erstellten Programm-Codes auch einen freundlichen und intelligenten Menschen näher kennenlernen.

Darüber hinaus soll an dieser Stelle auch Frau Johanna Schneck-enburger für die initiale Strukturierung des R-Codes zur *Admixture*-Baum-Analyse und Herrn Gunter Weber für seine Unterstützung beim Bau eines Drehtellers für die Aufnahme der Schädel-3D-Scans gedankt werden. Auch für den gelegentlichen fachlichen Austausch, die Beantwortung einiger meiner Fragen und Hinweise auf nützliche Literatur habe ich den (teilweise emeritierten) Anthropologen Frau Prof. Dr. Erika Hagelberg, Herrn Prof. Dr. Murray P. Cox (Statistics and Bioinformatics Group, Massey-Universität zu Palmerston), Prof. Dr. Johannes Krause (Direktor des Max-Planck-Instituts für Menschheitsgeschichte, Jena) und Herrn Prof. Dr. Michael Pietrusewsky zu danken. Für den Zugang zu den anthropologischen Sammlungen möchte ich mich zudem bei den entsprechenden Vertretern der Naturhistorischen Museen in London, Paris und Wien sowie den Betreuern vor Ort (namentlich Martin Friess, Véronique Laborde, Robert Kruszynski, Maria Teschler-Nicola, Bettina Vogelsinger, August Walch und, *in memoriam*, Ronald Mühl) bedanken.

Die vorliegende Arbeit wäre vermutlich nie ohne die anfängliche finanzielle und ideologische Förderung meiner Eltern (Siegfried und Waltraud Schütz) zustande gekommen, die mich stets bei meinem nichtlinearen beruflichen Werdegang unterstützten. Meinem Bruder (Marc Schütz) möchte ich darüber hinaus für einige interessante Diskussionen und fachliche sowie Informatik-bezogene Gespräche danken.

Eine anfängliche finanzielle Förderung in den ersten Monaten meines Doktorats habe ich zudem der Studienstiftung des deutschen Volkes für ein Promotions-Stipendium zu verdanken, welches ich jedoch später zu Gunsten mehrerer Zeit-Verträge aufgab. Auch hierfür habe ich den entsprechenden Entscheidern und Förderern schließlich zu danken.

Für die (teilweise partielle) Korrektur-Lesung der vorliegenden Arbeit gebührt final Frau Dr. Christiana Anagnostou (Evolutionsoökologie und -genetik, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel), Frau Dr. Tina Stark, Frau Dr. Jana Rathje, Frau Constanze Schattke, BSc (Anthropologie, Naturhistorisches Museum Wien), Frau Dr. Lisa Steffens sowie Frau Dr. Daniela Töbelmann großer Dank.

## EIDESSTATTLICHE ERKLÄRUNG

---

Hiermit erkläre ich, Daniel Schütz, geboren am 03. September 1984 in Bamberg, an Eides statt, daß die vorliegende Arbeit selbständig und ohne fremde Hilfe außer den benannten Kooperationen angefertigt wurde. Dabei wurden keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel verwendet. Darüber hinaus ist die vorliegende Arbeit unter der Einhaltung der Regeln guter wissenschaftlicher Praxis der Deutschen Forschungs-Gemeinschaft (DFG) entstanden.

Weiterhin erkläre ich, daß ich bis zum heutigen Tage weder an der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel noch an einer anderen Hochschule ein Promotions-Verfahren endgültig nicht bestanden habe oder mich in einem solchen Verfahren befinde oder befunden habe. Die Arbeit wurde weder vollständig noch in Teilen im Rahmen eines anderen Prüfungs-Verfahrens vorgelegt. Zudem versichere ich, daß mir bis zum heutigen Tage kein akademischer Titel entzogen wurde.

Einige Teil-Aspekte der vorliegenden Arbeit wurden bereits in den nachfolgend aufgeführten Zeitschriften veröffentlicht bzw. auf Tagungen vorgestellt:

### Publikationen:

- Innmann, M, Erhardt, P, Schütz, D, & Greiner, G (2017) Automatic transfer of landmarks on human skulls using GPU-based non-rigid registration. Proceedings of the Eurographics Workshop on Graphics and Cultural Heritage: 131 – 135.
- Schütz, DA (2018) A new method for estimating migration distances using landscape topography. Bull. Soc. Suisse Anthropol. 23(1 – 2): 3 – 9.

### Tagungen:

- Schütz, D (2017) Automated Landmarking and its Application on Pacific Crania. Vortrag auf dem 12. Internationalen Kongress der Gesellschaft für Anthropologie (GfA), Geislingen a. d. Steige.
- Schütz, D (2019) Modelling the spread of Asian gene variants during the Austronesian Expansion. Poster-Präsentation auf dem 13. Internationalen Kongress der Gesellschaft für Anthropologie (GfA), Göttingen.

Kiel, 08. März 2021

---

Daniel Schütz